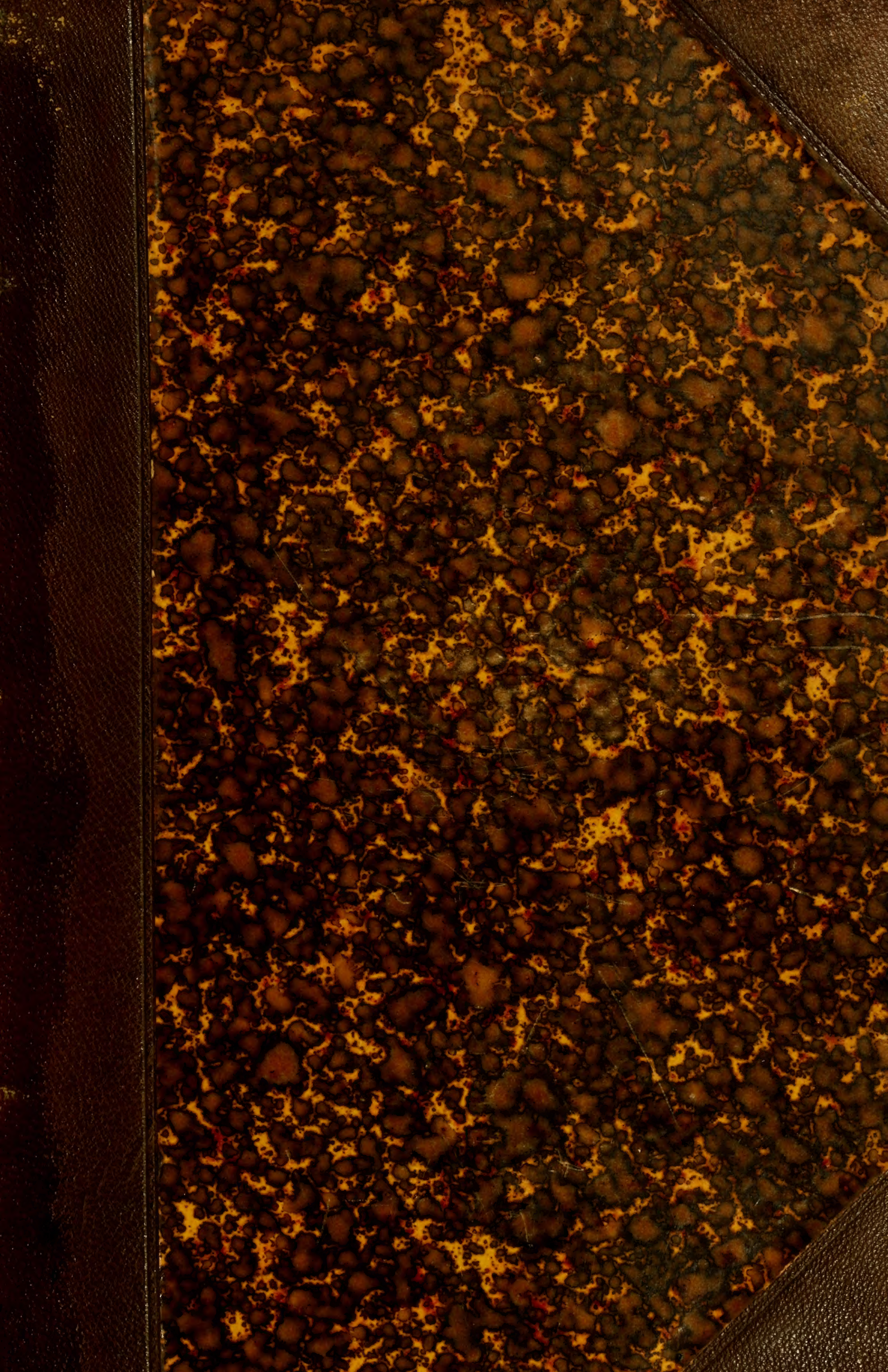
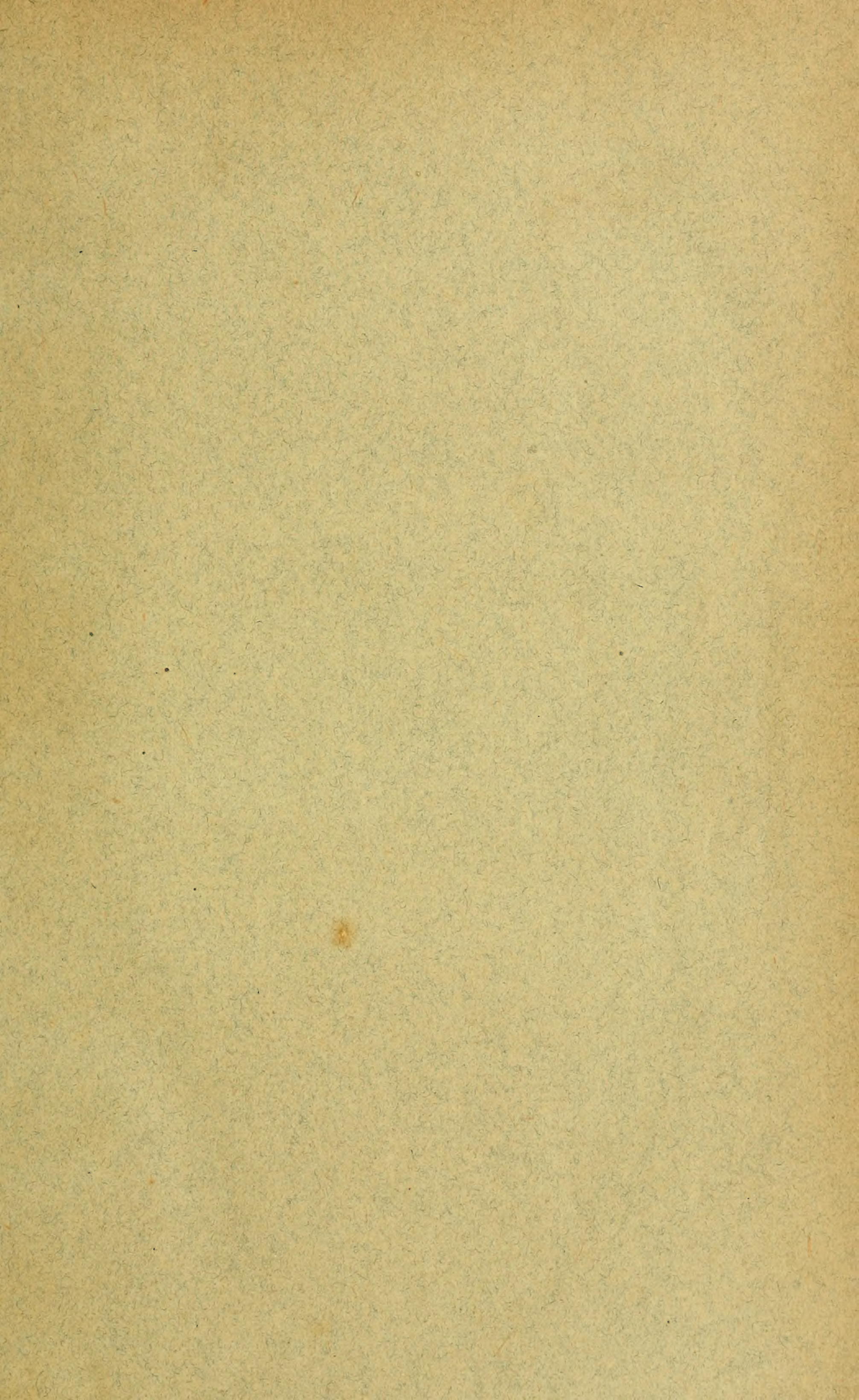










Archiv

für

Mikroskopische Anatomie

herausgegeben

von

O. Hertwig in Berlin,

v. la Valette St. George in Bonn

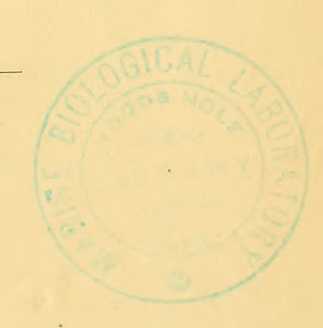
und

W. Waldeyer in Berlin.

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie.

Achtunddreissigster Band.

Mit 34 Tafeln und 5 Holzschnitten.



Bonn

Verlag von Friedrich Cohen

1891.




Inhalt.

Verbesserungen.

Seite 186, Zeile 9 statt „Zungenschleimhaut“ zu setzen: „Lungenschleimhaut“.

Tafel XI Fig. 6 rechts statt *d* zu setzen: *e*.

Untersuchungen über die mikroskopische Fauna Argentiniens.

Vorläufiger Bericht

von

Prof. Joh. Frenzel.

Hierzu Tafel I.

Schon vor einer Reihe von Jahren war ich der Ansicht, dass es wohl wünschenswerth erscheine, auch ausserhalb Europas derjenigen Fauna eine besondere Beachtung angedeihen zu lassen, welche sich aus den Protozoen und den kleineren Formen der Würmer und Crustaceen zusammensetzt, und welche demnach zumeist mit Hilfe des Mikroskops zu erforschen ist. Im Besonderen hielt ich es von hervorragendem Interesse, die Frage zu erörtern, ob und in wie weit diese Fauna eine kosmopolite sei. Durch die Arbeiten namentlich nordamerikanischer Forscher, es sei nur Jos. Leidy genannt, wissen wir ja bereits, dass eine grosse Zahl mikroskopischer Wesen eine sehr weite Verbreitung hat, wie etwa von den Rhizopoden die Amoeba proteus (princeps) und A. verrucosa, von den Heliozoen Actinosphaerium und Actinophrys, von den Flagellaten die Euglenen und so fort. Konnte man nun mit Recht aus diesen Thatsachen den Schluss ziehen, dass diese Formen kosmopolite seien, so lag freilich der Gedanke nahe, diesen Schluss zu verallgemeinern und auf das gesammte Gebiet zu erstrecken. Meine oben genannte Ansicht fand daher wenig Zustimmung, ja, sie wurde wohl oft genug mitleidig belächelt.

Als ich vor einigen Jahren an die hiesige Universität übersiedelte, glaubte ich nun endlich meinen alten Wunsch der Verwirklichung nahe zu sehen. Jedoch eine Reihe äusserer Umstände verhinderte in der ersten Zeit erfolgreiche Studien. Zudem

muss ich gestehen, dass das, was ich zunächst an Protozoen fand, mir so bekannt erschien, dass ich kaum noch hoffen durfte, viel Neues zu entdecken. Allein der Umstand, dass andere ausländische Forscher, wie etwa Leidy, Carter, James Clark u. A., darin vom Glück begünstigt waren, dass ferner selbst noch in Deutschland hin und wieder eine bisher nicht bekannte Form zum Vorschein kommt, gab mir neuen Muth und liess mich meine bereits angefangenen Forschungen wieder aufnehmen.

Leider lagen und liegen noch die hiesigen Verhältnisse für derartige Arbeiten wenig günstig. Einmal ist es die ausserordentlich trockene Lage Córdoba's; andererseits aber der völlige Mangel an den nothwendigsten Hilfsmitteln, an Litteratur u. s. w., was jedem Fortschritt hemmend entgegentritt.

Was das Erstere anbetrifft, so muss ich kurz erwähnen, dass Cordoba, etwa im Centrum Argentiniens, in einer weiten dürren und trockenen Ebene liegt, die sich aufwärts bis an den Fuss des Gebirges, der Sierra de Córdoba, erstreckt. Während der ganzen kalten Jahreszeit, also fast der Hälfte des Jahres vom Mai bis zum October hin, fehlt es an feuchten Niederschlägen, und in dieser Zeit trocknen alle Teiche, Pfützen und Wasserlöcher völlig aus. In der anderen Jahreszeit treten oft starke Regengüsse ein, allein die beständige Hitze sorgt schnell dafür, dass die spärlichen Wasseransammlungen wieder verschwinden, mit einigen wenigen Ausnahmen, wie gleich zu sehen sein wird.

Meine Untersuchungen mussten sich daher auf folgende Punkte beschränken:

1) Wasserleitungswasser (aqua corriente). Dies wird vom Fluss abgeleitet, woher es kommt, dass es nach starken Regen sehr trübe ist, indem es zahlreiche pflanzliche und auch thierische Substanzen enthält, nämlich Diatomeen, Spirogyren, Amoeben etc. Namentlich der Bodensatz war stets reichhaltig.

2) Ein kleines, offenes, etwa 50 l haltendes Wasserbecken auf dem Dach der Akademie, von Leitungswasser gespeist und mit Abfluss. Die Wände sind mit einer dicken Algenvegetation besetzt. Da dieses Becken völlig den brennenden Sonnenstrahlen ausgesetzt ist, so scheint sich daraus zu erklären, dass es kein reiches Thierleben enthielt, jedoch einige sehr interessante Formen.

3) Ein kleines Springbrunnenbecken im Universitätsgarten,

nur etwa 15 l Wasser enthaltend, aber immer von oben her von frischem Leitungswasser durchströmt. Proben davon, einige Tage im Aquarium gehalten, waren sehr reichhaltig.

4) Der Fluss (Rio primero). Dieser enthält meist, auch in der Sommerzeit, nur wenig Wasser, welches schnell über kiesigen Grund fliesst. Nach heftigen Regengüssen schwillt er stark an und ist von reissender Strömung, so dass er im Allgemeinen also der Entwickelung einer Flora und Fauna nicht günstig ist.

5) Brunnenwasser aus einem etwa 15 m tiefen Brunnen. Reich an Nuclearien, daneben Mückenlarven etc.

6) Ein kleiner Teich im Westen der Stadt in der Nähe des Hospital-Neubaues. Derselbe soll erst vor etwa 2 Jahren entstanden sein, wahrscheinlich durch Verlegung eines Wassergrabens. Er ist theilweise beschattet und auch im Sommer immer voll Wasser, daher sehr reich an Thieren und Pflanzen. Fast seine ganze Fläche ist von Spirogyren bedeckt. Von Thieren fand ich hier verschiedene Amöben (Mastigamoeba), viele Heliozoen (Actinosphaerium), die meisten Flagellaten (Euglenen), Choanoflagellaten (Salpingaeca), zahlreiche Infusorien (Paramaecium), ferner von Würmern einige Turbellarien, Naïden etc., von Crustaceen den nie fehlenden Cyclops, sowie besonders Cladoceren und Ostracoden.

7) Ein Tümpel in der Vorstadt General Paz, an der Eisenbahn; enthielt fast nur — ausser grünen Anurenlarven — Estherien etc.

8) Ein grosser Tümpel in General Paz, am Kloster, mit einer Branchipusspecies, ferner einem grossen Apus und einigen Copepoden.

9) Laguna Peitiadu. Als solche, mit dem Zusatz chica (kleine), wird ein ständiger Teich bezeichnet, welcher sich ca. 1,5 Meilen unterhalb der Stadt am Flussufer hinstreckt. Er ist völlig von grossen Bäumen (Salix Humboldtiana) beschattet und dicht mit Lemna und Wolffia bewachsen. Hier fand ich hauptsächlich verschiedene Amphipoden, Ostracoden etc., einige Wasserkäfer u. s. w. — Abseits davon auf der anderen höheren Seite der Landstrasse, in der Regenzeit jedoch mit der erstgenannten Laguna zusammenhängend, befindet sich ein anderer viel grösserer Teich, der eigentlich den Namen „Laguna Peitiadu“ führen soll. Er ist nicht beschattet und trocknet im Sommer fast ganz ein.

Im frisch geschöpften Wasser fand ich nichts Besonderes; im Aquarium gehalten entwickelten sich jedoch einige neue Heliozoen, zahlreiche Amöben etc.

10) Bäche in der Sierra, fast nur kleine Amphipoden enthaltend.

11) Lösungen von Salzefflorescenzen aus Salzlagunen der Provinz. Es entwickelten sich in einer starken Lösung ein Branchipode, sowie kernlose Amöben und in absterbenden Spirogyren andere amöbenartige Wesen.

12) Zum Schluss erwähne ich noch, dass ich eine Anzahl Schmarotzer fand, so Amöben etc. im Darmkanal von Kaulquappen; Gregarinen in Käfern und in Blabera, und im Darm eines Termiten ein Wesen, das eine mittlere Stellung zwischen Flagellaten und Rhizopoden einnimmt. (Die äussere Form und der Cilienbesatz am spitzen Körperpol erinnern etwas an Lophomonas Blattarum Stein, oder auch an Trichonympha agilis Leidy.)

Bis jetzt haben sich meine Untersuchungen hauptsächlich auf die Sarcodinen (Rhizopoden und Heliozoen) erstreckt, deren Formenreichthum hier ein ganz überraschender ist. Weiterhin nahm ich die Mastigophoren in Angriff, sodann die eigentlichen Infusorien, deren Studium jedoch noch nicht zum Abschluss gediehen ist, wie auch das Gleiche von den übrigen Formen höher hinauf, den Würmern und Krebsthieren gilt. Wenn ich nun mein Hauptaugenmerk auf die zuerst genannten, die Sarcodinen, richtete, so geschah dies vor Allem deshalb, weil gerade von dieser Thierklasse nicht allzuviel Arten aus dem Süsswasser sicher bekannt und beschrieben sind. Ist doch ihre Artenzahl kaum viel mehr als 150 bis 160. Ich glaube es daher als einen schönen Erfolg bezeichnen zu können, dass ich hier nicht weniger als etwa 110 verschiedene Arten aufgefunden habe, von denen freilich ein grosser Theil zu den bekannten gehört, mithin als kosmopolit anzusprechen ist, während der Rest als neu und der argentinischen Fauna eigenthümlich zu betrachten sein dürfte, abgesehen von einer Reihe von Formen, deren sichere Bestimmung mir noch nicht gelang. Namentlich sind es die sonst so spärlichen Heliozoen, welche hier viele Vertreter finden, und während bis jetzt nur etwa 40 bis 50 Arten bekannt waren, einschliesslich der des Salzwassers, so konnten hier allein mehr als 30 festgestellt werden.

Nur mehr nebenbei sind unter den Sporozoen einige Gregarinen behandelt worden, wovon eine, im Mitteldarm von Dermestes vulpinus lebend durch ihren aus Krystallen bestehenden Körperinhalt interessant ist.

Reich vertreten ist die Klasse der Mastigophoren. Es scheint mir aber, dass die meisten der Formen, die mir bis jetzt begegnet sind, identisch mit den europäischen sind, was ich auch von den Infusorien behaupten möchte, von denen mir freilich bis jetzt nur ein geringeres Material zur Verfügung stand. Ebenso wenig kann ich mir schon heute über die niederen Würmer und Crustazeen ein klares Bild machen, da mir die einschlägige Litteratur fehlt und hier zur Beschaffung derselben keine Aussicht vorhanden ist [1]).

Um nun aus dem Mitgetheilten einen Schluss zu ziehen, so können wir jedoch schon jetzt zu dem Resultat gelangen, dass fast alle diejenigen Formen, welche in Europa und Nordamerika häufig auftreten, auch hier anzutreffen sind, mit grossem Rechte also als kosmopolite bezeichnet werden dürfen. Jene Formen, welche anderswo selten sind, fehlen hier entweder ganz oder sind durch andere, verwandte, vertreten, was sich namentlich auf die Heliozoen bezieht. Dann aber werden wir noch einiger anderer zu gedenken haben, deren Platz im System sich vor der Hand nicht bestimmen lässt.

Wir wenden uns nun zur Besprechung der einzelnen Abtheilungen und halten uns dabei möglichst an Bütschli's Protozoenwerk [2]), mit Ausnahme einiger Abänderungen, die wir uns erlauben wollen. Rücksichtlich der Sarcodinen (Rhizopoden im weiteren Sinne) sei das Werk Jos. Leidy's [3]) zu Grunde gelegt, das für uns von doppeltem Interesse ist, da es ebenfalls

1) Leider gelang es mir auch nicht, den Vorstand der hiesigen Akademie der Wissenschaften davon zu überzeugen, dass die Anschaffung eines Werkes über niedere Thiere nicht mit mehr Kosten verbunden sei, als die eines ornithologischen Werkes, welches man eigens auf den Wunsch eines Unterbeamten anschaffte.

2) Dr. H. G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs etc. I. Bd. Protozoa von Dr. O. Bütschli, Professor der Zoologie in Heidelberg. etc. — Leipzig und Heidelberg. 1880—1889.

3) Fresh-Water Rhizopods of North America by Joseph Leidy M. D. etc. Washington 1879. — Ich verdanke dieses Prachtwerk der Liebenswürdigkeit meines Collegen, Dr. Fr. Kurtz.

amerikanische Formen behandelt. Da mir, wie ich schon angedeutet habe, die einschlägige Litteratur grossentheils fehlt, so bin ich leider noch nicht in der Lage, die folgenden Untersuchungen ausführlicher und mit Abbildungen veröffentlichen zu können. Wiewohl ich nun hoffe, in meinem Leben noch einmal dazu zu gelangen, will ich doch schon jetzt eine Uebersicht meiner Resultate geben, obschon dieselbe nur eine ganz oberflächliche bleiben muss.

Um mit der Familie der Amoebaea lobosa zu beginnen, sei zunächst bemerkt, dass ich, wenn auch sehr selten, kernlose Amöben sicher angetroffen habe, wie ich auch bei der gewöhnlich kernhaltigen Amoeba verrucosa, die häufig ist, wiederholt grosse und kleine Exemplare ohne Kern sah. Ueberall, wo der Kern am lebenden Objekt nicht sofort zu erkennen war, brachte ich die Färbung zur Anwendung, wobei ich derartig verfuhr, dass ich entweder zuerst mit verdünnter Essigsäure oder mit Alkohol behandelte, und dann, trat der Kern noch nicht hervor, mit Carmin oder Methylgrün oder dergl. färbte. Im Allgemeinen aber sei betont, dass ich bei den meisten Rhizopoden einen Kern, und zwar gewöhnlich in der Einzahl, antraf. Mehrere Kerne waren nur häufig bei Amoeba proteus und einer andern, dieser sehr ähnlichen Amöbe.

In einer starken Lösung von Salz, das aus einer Saline herstammte, entwickelten sich nun auf und in einem todten Branchipoden sehr kleine amöbenartige Körperchen, welche einige lange, verschieden dicke Pseudopodien aussandten, die hie und da spindelförmige Anschwellungen zeigten, sich auch wohl gabelig theilten, nie aber eine Netzbildung entstehen liessen. Der Inhalt des Thierchens war ein sehr homogener, matt glänzender, und eine Vacuole, die aber keine Contraktionen ausführte. Kernartige Gebilde liessen sich nicht nachweisen (Tafel I, Fig. 3). Immerhin aber schien es mir, als wenn sich einige kleine Körnchen besonders stark färbten, woraus möglicher Weise der Schluss zu ziehen ist, sie seien kernartiger Natur oder beständen aus Nuclein. Doch möchte ich bei dieser Gelegenheit meiner Ansicht dahin Ausdruck geben, dass hierbei die Färbbarkeit allein doch auch nicht maassgebend ist, wenn dieselbe nicht durch andere mikrochemische Reactionen unterstützt wird, die auszuführen sich leider nicht immer Gelegenheit bietet.

Eine ähnliche Form fand ich auch im Schlamme des Hospitalteiches, mit dem Unterschiede, dass diese gleichfalls sehr kleine Amöbe mehrere Vacuolen führte, die sich abwechselnd kontrahirten. Ferner hat sie eine lange, mehr spindelartige Gestalt und ist an jedem Ende in einen Faden ausgezogen, der sich langsam bewegt. Auch hier ist kein morphologisches Aequivalent eines Kernes vorhanden.

Von den eigentlichen Amöben, deren Auflösung in schärfer geschiedene Genera sehr erwünscht ist, fand ich zunächst eine Reihe bekannter Arten. Als erste sei die Amoeba proteus (Leidy) genannt, welche häufig zu sehen ist. Den Kern traf ich zumeist bläschenförmig, einen grossen rauhen Körper führend, selten so, wie Leidy ihn beschreibt[1]). Nächstdem, und wohl ebenso gemein, ist Amoeba verrucosa, von welcher ich eine grosse Zahl von Exemplaren in Teich-, Leitungs-, Brunnenwasser u. s. w. antraf. Sie entwickelte sich mit Vorliebe im Aquarium. Ferner sei aufgeführt: Amoeba villosa und Pelomyxa villosa (?), A. limax, A. guttula und einige andere noch nicht genauer bestimmte. Von sonstigen Formen, die wahrscheinlich neu sein werden, und die ich vorläufig bei dem Genus Amoeba belasse, nenne ich eine in Blumeninfusionen lebende, ausserordentlich hyaline Art, die ausser einigen Fremdkörpern höchstens ganz feine, spärliche und wenig glänzende, daher schwer sichtbare Körperchen enthält. Sie bildet fingerförmige lange Pseudopodien und besitzt eine langsam arbeitende Vacuole und einen grossen bläschenartigen Kern (Tafel I, Fig. 1 und 2)[2]). Eine andere, etwas seltnere Amöbe hat eine flache, fast dreieckige Gestalt, oft an einen Kreissektor erinnernd. Sie bewegt sich mit der convexen Breitseite nach vorn, während sie an der hinteren Spitze dichtstehende, halblange, fingerartige Pseudopodien entwickelt, die fast wie ein Bündel Rüben aussehen. Der vordere Theil des Ganzen besteht aus völlig hyalinem Ectoplasma (Hyaloplasma), während die hintere Hälfte meist eine schaumige Struktur hat, indem sie aus zahlreichen vacuolenartigen Flüssigkeitsräumen besteht, welche ihrerseits von Plasmasphaeren umhüllt sind, in denen kleine glän-

---

1) l. c. Tafel I und II.

2) Vgl. Amoeba flava. Gruber, Studien über Amöben; Zeitschrift für wiss. Zoologie 41, pag. 220.

zende Kügelchen oder Körnchen eingelagert sind. Auch hier ist der Kern ein Bläschen mit grossem Körper. Ausser jenen Vacuolen sieht man noch eine oder zwei andere, sich langsam contrahirende.

Eine andere Amöbe, deren zu gedenken ist, hat eine gewisse Aehnlichkeit mit A. verrucosa: jedoch ist die umhüllende Substanz nicht so scharf hautartig markirt, wie bei dieser. Das Thier ist oft mehr oder weniger maulbeerförmig, oft „spritzkuchenartig", d. h. stets isodiametrisch, rings herum mit grossen, breiten und kurzen, sackartigen Fortsätzen. Immer führt es grosse, glänzend gelbe Krystalle und eine grosse Vacuole.

Sehr häufig beobachtete ich eine sehr grosse Amöbe, welche in allen Punkten der A. proteus nahe steht. Sie unterscheidet sich von dieser nur durch Ausbildung einer mässig dicken, aber weichen, biegsamen und dehnbaren Hautschicht, welche, ziemlich stark glänzend und an die Cuticula der Gregarinen erinnernd, den Körper allseitig und gleichmässig umgiebt. Meist ist hier ein grosser bläschenförmiger Kern vorhanden: doch kommen auch zwei oder vier Kerne vor. Einige Male beobachtete ich den Verlauf einer Kerntheilung, welche in einer direkten Abschnürung des Bläschens wie des Kernkörpers besteht.

Recht merkwürdig erwies sich eine andere, ebenfalls der A. proteus nahestehende und nackte Form. Dieselbe zeigte sich unter dem Deckglas etwas abgeflacht, fast kreisrund und hatte an der kleineren Hälfte des Umfanges eine eigenthümliche Zottenbildung in Gestalt kleiner gestielter Kugeln, welche theils einzeln, theils zu zweien auf einem kurzen dicken Stiel sassen.

Ferner sei noch ein leider nur selten beobachtetes amöbenartiges Wesen erwähnt. Dasselbe zeigte einen dichten körnigen Inhalt und deutlichen Kern, doch keine Vacuolen. Die Gestalt des Ganzen war eine rund-eckige, und an den Ecken wurden kurze sackartige Pseudopodien hervorgetrieben. Zeitweilig lag das Wesen ruhig da, dann gerieth es in zitternde Bewegung und machte plötzlich einen Sprung, um nach einiger Zeit dasselbe Spiel zu wiederholen.

Im Darm hiesiger Anurenlarven fand ich beständig eine kleine Amöbe, deren plasmatischer Inhalt fast ganz „schaumig" war, indem er aus zahlreichen Vacuolen bestand. Nur die sackartig breiten Pseudopodien waren frei davon und ganz hyalin.

Die nächste Amöbe, die erwähnt sein möge, ist wegen der Struktur des Plasmas interessant. Sie lebt namentlich im Bodensatz des Leitungswassers. Ihre Form ist eine mehr oder weniger kugelige, wobei nach allen Seiten spärliche, mässig breite und kurze Pseudopodien heraustreten, welche am freien Ende theils abgeplattet, theils gar eingedrückt erscheinen, so dass sie im optischen Schnitt gewöhnlich quadratisch aussehen. Man bemerkt meist einige kleinere und eine grosse Vacuole, abwechselnd langsam wachsend, um sich dann, dem Rande zugerückt, mit kreisförmigem grossen Riss zu entleeren. Rings um diese Vacuolen herum zeigen nun die dem Plasma eingelagerten Körnchen eine genau radiäre Anordnung, die sich weit ausdehnend fast durch den gesammten Zellkörper erstreckt (Tafel I, Fig. 4).

Indem wir hier einige weitere Erscheinungen übergehen, welche der Gruppe der eigentlichen Amöben angehören, nenne ich von anderen Gattungen noch Dactylosphaera, wovon etwa zwei Arten vorhanden sind, deren eine D. radiosa sein dürfte[1]. Sie ist sehr gemein.

Wir gelangen nunmehr zu einer Gruppe von geisseltragenden Amöben, die ich aber nicht mit Bütschli zu den Flagellaten, sondern mit F. E. Schulze[2] zu den Amoebea zählen möchte.

In einer noch nicht näher bekannten grünen Anurenlarve — wahrscheinlich gehört sie zu Hyla pulchella — fand ich einmal im Enddarm eine grosse Anzahl höchst merkwürdiger Amöben von beträchtlicher Grösse. In der Gestalt gleichen diese wohl der A. limax; doch sind sie mehr gestreckt, etwa walzenförmig, vorn und hinten abgerundet, am Gegenpol des Kerns oft zugespitzt. Am entgegengesetzten Pol, dicht unter dem Rande, aber durch eine schmale Schicht Hyaloplasma davon getrennt, liegt der kugelige Blasenkern, den bekannten grossen Körper umschliessend. Auf dem, dem abgerundeten Ende der Amöbe zugewendeten Pole dieser Blase sitzt nun ein kurzer, wimper- oder geisselartiger, spitz endender Faden, dessen Länge kaum viel mehr beträgt als der Durchmesser der Kernblasse. Man

1) Leidy, l. c. Tafel IV (Amoeba radiosa).

2) Rhizopodenstudien V. — Archiv für mikroskop. Anatomie Bd. XI, pag. 583 ff. — Durch die Güte des Verfassers erhielt ich einen Sonderabdruck dieser Abhandlung.

sieht ihn deutlich die zarte Ectoplasmaschicht durchsetzen und ins Freie herausragen, ohne dass er aber geisselnde oder überhaupt schwingende Bewegungen ausführt. Der Kern sammt diesem Faden bleibt bei allen Bewegungen des Thieres an derselben Stelle liegen, und nur durch den später zu erwähnenden heftigen Anprall der Inhaltsmassen gerathen beide Gebilde ins Zittern.

Die Ortsveränderungen dieser Amöbe geschehen immer vor- oder rückwärts in der Richtung der Längsachse, wobei sie oft schlängelnde Bewegungen vollführt. Ganz unabhängig davon findet nun noch im Innern eine ausserordentlich lebhafte Plasmaströmung statt, wie ich sie bei keinem Thiere bis jetzt gesehen habe; sie erinnert an den gleichen Vorgang in den Staubfädenhaaren der Tradescantia virginica. Das Plasma enthält zahlreiche, grüne oder anders beschaffene Nahrungsbestandtheile. Diese schiessen mit grosser Geschwindigkeit in einer centralen Säule dem Kerne zu, theilen sich dicht vor ihm und schiessen nun in einer äusseren Mantelschicht nach dem andern Körperende zurück, um denselben Weg von neuem zu beginnen, ohne irgend welche Unterbrechungen, und ganz gleichgültig, ob das Thier sich vorwärts, rückwärts oder gar nicht von der Stelle bewegt.

Die demnächst zu erwähnende, geisseltragende Amöbe fand ich im Teichwasser. Sie ist fast kugelig und kann allseitig mässig lange fingerförmige Pseudopodien ausstrecken. Sie ist dicht mit grünen Ballen u. dergl. erfüllt. Am vorderen Ende ragt der bekannte Zapfen hervor, eine mässig lange, ruhig wellig schwingende Geissel tragend, welche nicht den Durchmesser des Thieres übertrifft. Dies letztere schwimmt oft frei mit der Geissel voran, hält dann still, kriecht eine Weile amöboïd und schwimmt darauf wohl weiter. Die Geissel sitzt hier nicht auf dem Kern.

Nunmehr haben wir einiger Formen mit langen Geisseln zu gedenken.

Im Regenwasser, welches einer Tonne entnommen wurde, fand sich eine ähnliche Amöbe wie die vorhergehende. Sie vollführte jedoch nur kriechende Bewegungen, das Geisselende hinten lassend, wo sich ausserdem noch zahlreiche kleine, fast kugelige Zöttchen zeigten, zwischen denen die lange Geissel ihren Ursprung nahm.

Sodann beobachtete ich eine Amöbe, ohne Pseudopodienbildung und daher der A. limax ähnelnd, mit farblosem Inhalt. Der bläschenartige Kern liegt auch hier an einem spitzen Ende und ihm aufsitzend die lange, kaum schwingende Geissel. Dieselbe führt, wie auch bei der nachfolgenden Mastigamoeba und anderen, mehr züngelnde Bewegungen mit dem freien Ende aus.

Dies zeigt sich bei der jetzt zu erwähnenden Art. — Es ist dies eine grosse Amöbe mit einer deutlichen, aber von dem umgebenden Medium schwer zu unterscheidenden Hüllschicht, welche eine regelmässige Querstreifung zeigt, als wenn sie von Poren durchsetzt wäre. Der kugelige, bläschenartige Kern liegt auch hier immer in der Nähe des Randes und führt gleichfalls eine lange Geissel. Er kann jedoch mit derselben vielfach wandern, wobei er aber immer dicht unter der Oberfläche bleibt. Das Thier bildet ausserdem oft nur sackartige Pseudopodien, oft auch lange Fäden ohne die Hüllschicht, welche zwar nicht durchbrochen wird, sondern sich dünn auszieht.

Die nächste Form möchte ich zu der von F. E. Schulze aufgestellten Gattung Mastigamoeba stellen und nenne sie daher M. Schulzei. Zwar hat sie grosse Aehnlichkeit mit M. aspera[1]), doch ist der Kern auch hier bläschenförmig und meist elliptisch-oval, wie ich mich an zahlreichen Exemplaren überzeugen konnte. Er trägt gewöhnlich die lange Geissel. Zuweilen kommen aber auch geissellose Individuen vor, die demnach sehr mit der Dinamoeba mirabilis Leidy's[2]) übereinstimmen. Es würde leider zu weit führen, auf die Artunterschiede an dieser Stelle im Einzelnen einzugehen.

Zum Schluss sei noch eine nackte Amöbe angeführt, welche mehrere Geisseln führen kann, die von verschiedenen Körperenden entspringen. Hier liegt der Kern jedoch central und hat keinen nachweisbaren Zusammenhang mit jenen Geisseln. Diese stehen vielmehr, seien es zwei oder drei, auf besonderem Zapfen, oft an ganz entgegengesetzten Körperstellen.

Von nackten Amöben, welche Bütschli als Amoebaea reticulosa aufführt, deren Pseudopodien also wirkliche Netze bilden, fand ich nur eine einzige Art, die ich für Biomyxa vagans[3]) halte.

1) Rhizopodenstudien V, l. c.

2) l. c. Tafel 6 und 7.

3) Leidy, l. c. Tafel 47 und 48.

Sehr reich hingegen ist die Cordobeser Fauna an beschalten Amöben (Testacea imperforata), und ich fand die meisten Arten, welche auch Leidy von Nord-Amerika aufführt. Sie alle einzeln aufzuführen, würde zu weit führen; nur auf die häufigeren sei daher hingewiesen.

Als Uebergangsform werde zunächst eine oder zwei Amöben vorausgeschickt, welche von einer losen, biegsamen Sandhülle theilweise überzogen sind. Als eine sehr gemeine Erscheinung schliesst sich Cochliopodium bilimbosum und C. pellucidum an, ferner die Arcellen, Difflugien (pyriformis, constricta etc.), sodann Centropyxis, Euglypha, Trinema, Pseudodifflugia etc., dann etwa zwei Gromien u. s. w.

Ehe ich nunmehr zu den Heliozoa übergehe, möchte ich bemerken, dass ich mich mit der Eintheilung Bütschli's nicht ganz einverstanden erklären kann[1]). Ich möchte daher alle die Formen, welche der Gruppe der Vampyrellen, Nuclearien etc. angehören, aus den Heliozoen ausscheiden und zu einer neuen Unterklasse, welche derjenigen der Rhizopoda folgend zwischen dieser und der der Heliozoa steht, vereinigen, die etwa den Namen der Helioamoeben zu führen hätte. Sie unterscheidet sich von den Amöben zunächst dadurch, dass ihre Pseudopodien zumeist dünn sind und spitz enden, dass sie mehr radiär stehen, in der Regel nur aus Hyaloplasma bestehen und bei Ortsveränderungen des Thieres keine sichtbare Rolle spielen, wie dies im Allgemeinen bei den echten Amöben der Fall ist. Von den Heliozoen unterscheiden sie sich durch ihre mehr oder weniger unregelmässige Körpergestalt, welche oft amöboider Veränderungen fähig ist, ferner durch die relativ dicke Basis der Strahlen und durch den Mangel an jenen glänzenden Körnchen, welche wir stets auf den Strahlen der Heliozoen entlang-gleitend finden.

Von den hierhergehörigen Formen beobachtete ich mehrere sehr eigenthümliche. Zunächst sei ein Vampyrella-artiges Wesen genannt. Es besteht aus einem grossen kugeligen Centralkörper, der als gelbes Endoplasma scharf von dem hyalineren Ectoplasma geschieden ist. Dies umfliesst in dünner Schicht

1) Vgl. Zoolog. Anzeiger Nr. 313, XII. Jahrg. (1889). — Morphologische und biologische Studien über Nuclearia delicatula Cienk. von Alex. Artari.

das erstere und bildet allein die langen, spitz endenden, selten verästelten Pseudopodien. Das Endoplasma führt eine excentrisch gelegene grosse, langsam pulsirende Vacuole. Ein Kern ist wahrscheinlich vorhanden[1]).

Sodann fand ich sehr häufig in Teich-, Leitungs- und Brunnenwasser eine grosse einkernige Nuclearia, die eine derbe, stark glänzende Hautschicht zeigt und sich dadurch von den bekannten Arten unterscheidet. Sie vollführt langsame Gestaltsveränderungen und lässt ein hyalineres Ectoplasma wohl erkennen, welches die meist langen, spitzen, sich zuweilen gabelnden, aber nicht anastomosirenden Pseudopodien bildet. Der Inhalt des Endoplasmas ist ein sehr verschiedenartiger, oft schaumig, oft dicht mit Stärkekörnern erfüllt, oft Algen etc. enthaltend. Contractile Vacuolen sind wahrscheinlich nie vorhanden, ein Kern (Bläschen) immer (Tafel I, Fig. 8 u. 9).

Eine andere, kleinere, ebenfalls einkernige Art steht der Nuclearia simplex oder delicatula sehr nahe. Sie bleibt stets kugelig, und die Strahlen stehen fast genau radienartig, spitz endend. Oft ist dies Thier nackt, oft von einer breiten Hülle umgeben, die jedoch nicht unmittelbar sichtbar ist und auch durch kein Mittel sichtbar gemacht werden konnte. Man erkennt sie nämlich nur daran, dass zahlreiche Bacillen etc., an ihrer äusseren Peripherie kleben bleibend, diese markiren.

Im Brunnenwasser fand ich sodann eine nahe stehende Form, welche jedoch eine Hülle aus Sandkörnern bildet, aus der die Strahlen hervorbrechen. Diese gabeln sich nicht selten.

Sehr räthselhaft ist mir bis jetzt noch seiner systematischen Stellung nach ein bohnen- oder nierenförmiges, von einer glashellen dünnen, aber festen Schale umgebenes Thierchen, aus dessen Nabel ein-, auch zwei dünne, lange Fäden heraustraten, welche sich gleichfalls gabeln konnten.

Eine andere, sehr häufige Art ist ebenfalls recht merkwürdig. Es ist dies ein sehr kleines, kugeliges oder elliptisches Wesen, umgeben von einer chitinigen, braungelben, aus einzelnen Kügelchen bestehenden Schale, deren optischer Durchschnitt

---

1) Vgl. K. Möbius, Bruchstücke einer Rhizopodenfauna der Kieler Bucht. — Taf. 1, Fig. 1, Physikalische Abhandlungen der Kgl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin. 1888/89.

einem Rosenkranze gleicht. Es waren stets nur ein oder zwei sehr lange, ganz dünne Fäden vorhanden, welche anscheinend von beliebigen Stellen entsprangen.

Wir wenden uns nunmehr zu den echten Heliozoen, unter welchen wir mithin diejenigen Sarcodinen verstehen wollen, deren „Pseudopodien fein, wenig gestaltsveränderlich und verhältnissmässig wenig zur Verschmelzung geneigt, von der Gesammtoberfläche des Körpers allseitig ausstrahlend“ [1]), in der Regel kleine stark glänzende Körnchen führen. Oft sind freilich diese Körnchen so klein und fein, dass sie nur noch als Unterbrechungen des Strahles erscheinen.

Sehr gewöhnlich ist im klaren Teichwasser, Leitungswasser etc. Actinophrys sol, selten Actinosphaerium Eichhornii. — Von einfacher gebauten Heliozoen fand ich häufig ein kleines Wesen, welches wohl der Gattung Actinophrys unterzuordnen ist. Es ist ein kleiner, rundlicher, nackter Körper mit mässig zahlreichen, feinen Strahlen und deutlichem Kern. Eine ähnliche, aber grüne Form schliesst sich an (Tafel I, Fig. 7).

Dann beobachtete ich recht häufig eine sehr kleine, glänzend grüne Heliozoe mit so feinen Strahlen, dass man dieselben kaum noch sah. Sie enthielt stets nur einen einzigen grünen Körper, von einer Gestalt, wie C. Brandt [2]) ihn als Zoochlorella beschrieb. Ob wir es hier mit einer ähnlichen Symbiose zu thun haben, bleibe noch dahingestellt, da ich in oder an diesem grünen Körper weder einen Kern, noch eine Vacuole, noch ein Stärkekorn fand. In dem freien Theil der Heliozoe jedoch liegt ein deutlicher Kern (Tafel I, Fig. 6).

Im Schlamm der Laguna Peitiadu grande lebt ferner ein schönes, fast wie Actinophrys sol aussehendes Sonnenthier. Während aber bei jenem die Strahlen relativ dick sind, sind sie hier äusserst fein, nadelartig und ganz dicht gedrängt stehend. Die glänzenden Körnchen sind ebenfalls sehr fein.

Obwohl die systematische Stellung des nachfolgenden Thierchens (Tafel I, Fig. 5) noch eine unsichere ist, so möge es hier

1) Bütschli, Protozoen pag. 2.

2) Ueber die morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei Thieren. — Arch. für Anat. u. Physiologie 1882. — Physiol. Abtheil. pag. 125 ff. — Tafel I, Fig. 5.

aufgeführt werden, da es gleichfalls nackt ist. Es hat sehr grosse Aehnlichkeit mit Diplophrys, so dass ich es zuerst damit identificirte. Seine Gestalt ist ebenfalls kugelig bis elliptisch, und es entspringen die Strahlenbüschel an zwei entgegengesetzten Punkten. Allein diese Strahlen sind nicht lappig, sondern nadelartig gerade, lang und fein und tragen eben noch sichtbare glänzende Körnchen, wie die anderen Heliozoen. Aus diesem Grunde möchte ich dieses Thier den Heliozoen einordnen. Merkwürdig freilich ist, dass die Strahlen sich oft dichotomisch theilen und sogar ganz wie gefiedert sein können. Oft ist nur ein einzelner Strahl, oft ein ganzes Büschel vorhanden. — Zwei Arten sind davon zu unterscheiden. Die eine enthält einen grossen gelben Körper, also ähnlich wie Diplophrys, welcher aber nicht fett-, sondern eiweissartiger Natur ist. Bei der anderen Art besteht der Inhalt bald aus grünen, bald rothen, braunen etc. Körnern oder Kugeln. Namentlich bei den gelben Zellen sieht man oft eine Zweitheilung, wobei auch die Inhaltskugel in zwei Theile zerfällt. Stets ist ein Kern vorhanden, sowie zwei kleine, regelmässig pulsirende Vacuolen.

Zum Beschluss der Aphrothoraca sei noch eine sehr häufige Form genannt, das erste Sonnenthier, welches ich hier überhaupt sah. Es ist so gross wie eine kleine Actinophrys und ähnelt dieser vielfach. Ausser den langen, feinen, körnchenführenden Strahlen besitzt es nun noch ein Netzwerk nicht körnchenführender Fäden, welche die Strahlen theils unter sich, theils mit der Peripherie des Körpers verbinden. Sie spielen beim Beutemachen eine Rolle. Hier sind mehrere contraktile Vacuolen und ein centraler Kern. Verwandt damit ist eine ähnliche, kleinere Form.

Auch unter dem Chlamydophoren haben wir hierselbst mehrere Vertreter. Von der Gattung Heterophrys findet sich zunächst eine Form, welche der H. marina sehr nahe steht. Ausserdem beobachtete ich öfter ein Sonnenthier, welches Aehnlichkeit mit Astrodisculus hat, aber nicht zu Pompholyxophrys gehört[1]. Es ist eine der schönsten Erscheinungen, die ich hier gesehen habe. Der Körper ist immer genau kugelig oder elliptisch mit glattem, scharfbegrenztem Umriss, welcher seinerseits von einer

---

1) Bütschli, Protozoen, pag. 325.

schmalen, gallertig erscheinenden Hülle umgeben ist, die eine mässig deutliche Schichtung zeigt und sich vom umgebenden Medium nur wenig abhebt. Der Inhalt der Kugel besteht zumeist aus kleinen grünen Algensporen etc., welche bei der Verdauung die prächtigsten Farbenveränderungen zeigen, wobei sie sich in kleine glänzende runde Körner auflösen. Oft ist ihre Farbe eine prächtig purpurrothe, oft eine braunrothe, goldgelbe u. s. w. Eine contraktile Vacuole fehlt; ein Kern ist jedoch vorhanden. Die Strahlen sind fein und spärlich, und es gelingt selten, ihre Körner zu sehen.

Es schliesst sich hier wieder ein absonderliches Wesen an, das vielleicht der Actinomonas mirabilis an die Seite zu stellen ist, obgleich es eine Hülle hat und nicht festgewachsen ist. Letztere beiden Umstände veranlassen mich, es hier einzureihen. Es ist kugelig, und die Hüllschicht hat eine ähnliche Beschaffenheit wie bei der vorigen Form, abgesehen davon, dass sie dünner ist. Ferner stehen die Strahlen hier sehr dicht und sind noch feiner. An einem Pole der Kugel entspringt nun eine mässig lange Geissel, welche kurzwellige Schwingungen macht, ohne dabei das Thier vorwärts zu treiben.

Wir lassen nunmehr zwei Formen mit noch zarterer Gallerthülle folgen. Die eine ist ziemlich gross, während die Hülle sehr fein ist. Sie ist auch hier kaum direkt zu sehen und wird nur durch die aussen sitzenden Bacterien-Stäbchen und anderen Fremdkörper deutlich gemacht. Die spärlichen Strahlen durchbrechen diese Hülle und tragen deutliche Körnchen. Die andere Form ist sehr viel kleiner und kommt meist in Colonien von zwei, vier, sechs oder acht Individuen vor, indem dieselben dicht gedrängt liegen und meist zwei zusammen von einer gemeinsamen Hülle umschlossen sind. Die Colonie hat also eine oberflächliche Aehnlichkeit mit Mikrogromia socialis. Die Hülle ist relativ dick, aber strukturlos und ganz durchsichtig. Jede Zelle führt einen oder zwei gelbgrüne, glänzende Körperchen und eine kleine regelmässig pulsirende Vacuole. Die Strahlen sind frei, treten oft büschelförmig aus und können sich verästeln, ohne aber Anastomosen zu bilden.

Sehr reich und mannichfaltig erscheint hier die Fauna der beschalten Heliozoen (Chalarothoraca). Von bereits bekannten fanden sich die Gattungen Pompholyxophrys, Raphidiophrys

(zwei Arten), Pinacocystis (?), sowie Pinaciophora und Acanthocystis.

Ausserdem aber beobachtete ich eine Reihe von Arten, welche zwar gewisse Aehnlichkeit mit obigen Gattungen haben, andererseits aber doch wieder manche Verschiedenheiten aufweisen. Sie bilden eine ganze Gruppe, welche sich dadurch auszeichnet, dass sie bald einschichtige, bald mehrschichtige, theils farblose, theils gelb oder bräunlich gefärbte Schalen haben, die nun ihrerseits nackt sein, oder feine grade oder gekrümmte Nadeln, oft auch kurze Borsten u. s. w. tragen können. Die Schale besteht zumeist aus einzelnen, lose gefügten, halbmondförmig gekrümmten Plättchen, welche oft leicht abblättern. Die eigentlichen Strahlen sind lang und dünn. Ein Kern ist immer vorhanden, die contraktile Vacuole jedoch variabel. Die Nahrungsaufnahme geschieht, indem die Schale sich öffnet und die Beute ins Innere aufnimmt.

Von derartig beschaffenen Heliozoen werde ich etwa 5 bis 6 Arten zu unterscheiden haben.

Es folgen nunmehr mehrere Formen, bei denen die Schale aus tangential gelagerten Kieselstäbchen besteht, welche theils gerade, theils gekrümmt sein können. Darunter ist eine, welche mit der von Leidy[1]) gemuthmaassten Raphiodophrys viridis grosse Aehnlichkeit hat. Ferner lässt sich oft im Brunnenwasser eine grosse Art von kugeliger oder elliptischer Gestalt finden, deren Schale aus dicht gelagerten, ziemlich dicken und langen farblosen Stäbchen besteht, die alle schwach gebogen erscheinen. Die spärlichen Strahlen tragen zahlreiche dicke Körner. Im Innern bemerkt man ferner mehrere contraktile Vacuolen.

Zum Schluss erwähnen wir noch einige Heliozoen, deren Schale aus einzelnen grossen und farblosen Kieselplatten gebildet wird. Darunter findet sich eins mit grünem Inhalt.

Wie in Nordamerika, so ist auch hier von den Desmothoraca die Clathrulina elegans vertreten. Auch einer der Orbulinella nahestehenden Form haben wir zu gedenken.

Es lag nicht in meiner Absicht, die Sporozoen eingehender zu behandeln. Daher habe ich nur eine kleine Anzahl von Gregarinen aufzuzählen. Von diesen sei eine grosse bandartige Po-

1) l. c. Tafel 46, Fig. 1 und 2.

lycystide erwähnt, aus dem Mitteldarm von Dermestes vulpinus, deren Inhalt zumeist aus starkglänzenden Krystallen besteht, welche dem Körper bei durchfallendem Licht ein schwärzliches Ansehen geben. Oft sind aber an ihrer Stelle ebenso beschaffene rundlich-eckige Körner vorhanden. Das mikrochemische Verhalten dieser Gebilde ist ein recht abweichendes. Nur die Körner werden durch Jod charakteristisch gefärbt, nicht die Krystalle. Diese werden durch starke Salpetersäure chemisch verändert und in eine Substanz übergeführt, welche in dieser Säure nicht oder sehr schwer löslich ist. Nicht nur der Inhalt, sondern auch die Cuticula wird durch Speichel bei ca. 42° C. gelöst.

Indem wir nunmehr zu den Mastigophora gelangen, muss ich hier darauf verzichten, auf dieselben genauer einzugehen, da dies viel zu weit führen würde. Im Allgemeinen kann ich erklären, dass ich zumeist bekannte Formen antraf, so etwa: Oikomonas, Codonoeca, Bicosoeca, Poteriodendron; Monas, Dendromonas, Anthophysa, Dinobryon, Uroglena; Coelomonas, Euglena, Eutreptia, Ascoglena, Phacus, Astasiopsis (?), Peranema, Petalomonas, Astasia, Zygoselmis, Sphenomonas; Bodo, Phyllomitus, Anisonema; Synura, Chlorogonium, Polytoma, Carteria, Phacotus, Gonium, Pandorina, Valvox, Collodictyon, Trichomonas und Cryptomonas.

Aehnlich verhält es sich mit den Choanoflagellaten. Von diesen sind vertreten: Codosiga, Codonocladium, Protospongia und Salpingoeca. Ausserdem fand ich einige andere, noch nicht genauer zu bestimmenden Formen, und unter diesen eine, welche einen doppelten Kragen aufweist. Die Nahrungsaufnahme sah ich mehrfach innerhalb des Kragens vor sich gehen.

An dieser Stelle möchte ich noch eine kurze Bemerkung über einen Bacillus einfügen, welchen ich oft im Darm einer Anurenlarve antraf. Derselbe, einzeln oder zu zweien lebend, hat eine ganz bedeutende Grösse, indem er etwa 30 bis 50 μ lang wird, bei einer Breite von ca. 4 bis 8 μ. Nach dem Vorgang von O. Bütschli gelang es mir, einen oder zwei längliche, relativ kleine Kerne nachzuweisen, die oft mehr central, oft mehr distal liegen. Sie färbten sich mit Carmin und liessen ein trajektorisches Netzwerk erkennen. Aus diesen Kernen gehen nun — und das scheint mir werth, besonders hervorgehoben zu

werden — die Sporen hervor, indem sich der Inhalt eines jeden Kerns allmählich „verdichtet" und grünlich färbt. Schliesslich findet man an Stelle des Kerns eine etwa ebenso grosse und ebenso geformte glänzend flaschengrüne, wie eine Glasperle aussehende Spore, während der übrige Zellinhalt, der zuerst blassgrün erschien, in bekannter Weise verblasst.

Bevor wir jetzt zur Klasse der Infusorien übergehen, möchte ich zuerst eine Trichonymphide anführen, und zwar deswegen, weil die Stellung dieser Gruppe im System der Protozoen noch eine recht schwankende ist[1]). Dieselbe lebt in grosser Menge im Darm eines Termiten[2]), der dem Eutermes inquilinus Fr. Müll. ähnelt. Das Vorderende ist zugespitzt und trägt einen langwogenden Haarbusch. Von ihm geht ferner ein längslaufendes Leistensystem aus, das sich nach hinten hin entweder verliert oder in einen Busch starrer Haare übergeht. Es ist also eine gewisse Aehnlichkeit mit der (angeblichen) Jugendform von Trichonympha agilis Leidy[3]) vorhanden. Der bläschenartige Kern liegt in der vorderen Hälfte. Die Cuticula enthält eingelagert in ziemlich regelmässiger Anordnung, flach aufliegende, kurze, stark glänzende Stäbchen, woher ihr Rand wie gekerbt aussieht.

Leider habe ich die nun folgende Unterklasse der Ciliata noch nicht dergestalt durcharbeiten können, um ein einigermaassen umfassendes Bild davon zu geben. Doch war ich bereits in der Lage, eine grosse Anzahl schon bekannter, europäischer Formen hier anzutreffen. So kann ich nachfolgende Gattungen anführen: Holophrya, Urotricha, Enchelys, Chaenia (?), Prorodon, Lacrymaria, Coleps; Amphileptus, Lionotus, Loxophyllum, Trachelius, Loxodes, Nassula, Chilodon, Aegyria (?); Glaucoma, Colpidium, Uronema, Colpoda, Cinetochilum, Microthorax, Paramaecium, Pleuronema, Discophrya, Opalina; Nyctotherus, Blepharisma, Balantidium, Bursaria, Stentor; Urostyla, Stichotricha, Uroleptus, Onychodromus (?), Pleurotricha, Stylonychia, Euplotes, Aspidisca; Trichodina, Scyphidia, Vorticella, Carchesium, Zoothamnium, Epistylis, Opercularia, Ophrydium und Cothurnia.

---

1) Bütschli, Protozoen, pag. 1775.

2) Zufolge einer Bestimmung, die ich meinem verehrten Collegen Prof. Dr. Carl Berg in Montevideo verdanke.

3) Bütschli, Protozoa, Tafel 76, Fig. 4b.

Ausser den etwa 60 schon bekannten Arten beobachtete ich ferner einige, die ich vor der Hand noch nicht unterzubringen vermag. Darunter findet sich eine Vorticelle, die dicht mit in Essigsäure löslichen Krystallen erfüllt ist; eine andere ähnliche Form besitzt eine lebhaft gelbe Cuticula. Von den übrigen seien noch zwei recht räthselhafte Erscheinungen erwähnt. Die eine betrifft ein mässig grosses, mit der einen Körperspitze festsitzendes Wesen, bei dem am entgegengesetzten freien Pol des etwa eirunden Körpers ein Schopf von tentakelartigen langen Fäden herausragt, die nicht wie die Pseudopodien der Rhizopoden eingezogen werden können, dagegen langsam geisselnde und schlängelnde Bewegungen ausführen, etwa wie die Tentakeln der Hydra. Das andere Thier ist noch sonderbarer. — Gleichfalls festsitzend hat es eine ähnliche Gestalt, ist aber allseitig fein bewimpert und ist am freien Ende in zwei dicke, sich plötzlich verjüngende röhrenartige Fortsätze ausgezogen, die an die Saugröhren der Suctorien erinnern. Am Ursprung jeder dieser beiden Röhren entspringt dann noch eine kürzere, halb seitlich abstehende Borste. Der Kern ist deutlich zu sehen, doch keine Vacuole. Ich fand diese Form an Lemna sitzend.

Die Zahl der hier gefundenen Suctorien, um diese nunmehr zu besprechen, ist bis jetzt eine spärliche geblieben. Zu verzeichnen habe ich: Sphaerophrya, Endosphaera, Podophrya, Acineta und Trichophrya. Dazu gesellt sich schliesslich eine kugelige, gestielte Acinete, welche sich dadurch auszeichnet, dass sie eine feine Wimperung trägt. Diese umzieht einen schmalen dreieckigen Spalt, der sich abwechselnd am freien Pole der Kugel öffnet und schliesst. Beim Oeffnen sieht man das Spiel der kurzen feinen Wimpern.

Bei der Aufzählung der Protozoenfauna habe ich es vermieden, ausser der Bestimmung der Gattungen noch die der Species zu geben, da mir bei dem Mangel an Litteratur leicht hätten Irrthümer begegnen können. Ebenso habe ich es vorgezogen, diejenigen Formen, welche ich für neu halte, noch nicht genauer zu beschreiben und mit einem Namen zu belegen. Da zum Glück das prächtige Werk O. Bütschli's über die Protozoen fertig vorliegt, so konnte ich mir keinen besseren Wegweiser auf einem so ausgebreiteten Gebiete wünschen, und wenn diesen Untersuchungen ein geringes Verdienst zukommen sollte, so

gestehe ich gerne dem Verfasser jenes Werkes einen grossen Antheil daran zu.

Um zum Schluss dem übrigen Theil unserer Mikrofauna einige Worte zu widmen, sei zunächst bemerkt, dass bis jetzt wenigstens von den Spongien und Coelenteraten weder ein Süsswasserschwamm, noch eine Hydra zu finden war. Der Mangel an seenartigen Wasseransammlungen erklärt wohl das Erstere hinlänglich.

Nur wenige Worte seien hier den Würmern gemidmet. — Von Bandwürmern ist Taenia saginata (mediocanellata) als Darmparasit des Menschen ausserordentlich gemein, seltener T. solium, da Schweine hier wenig zur Volksnahrung dienen. Andere Bandwürmer, die noch der Bearbeitung harren, fand ich vielfach im Darm von Wasservögeln (Totanus melanoleucus, Tringa Bairdi etc.). Von Distomeen bemerkte ich ein Monostomum als Cercarie in einer Planorbis u. s. f. Von Turbellarien fanden sich im Teichwasser etc. oft Catenula u. A. Im Allgemeinen sind mir aber Planarien und ähnliche Formen selten begegnet, häufiger dagegen Nematoden. Ascaris lumbricoides ist nicht selten. Im Magen der Iguana (Podinema teguixin) fand ich Ascariden in grosser Zahl, die denen der Taube ähnlich zu sein schienen. Im Enddarm der Blabera Claraziana traf ich oft eine sehr grosse Oxyuris an. Ein Gordius aus der Wanderheuschrecke (Acridium paranense Burm.) ist bereits von H. Weyhenberg beschrieben worden. Von Anguilluliden lebt eine ganze Reihe im Teichschlamm.

Die Zahl der hiesigen Rotatorien ist eine sehr bedeutende, scheint aber zumeist aus kosmopoliten Arten zu bestehen. So fand ich: Floscularia, Lacinularia, Rotifer (sehr gemein), Callidina, Philodina, Brachionus, Lepadella, Notammata, Asplanchna u. a.

Aehnlich ist es wohl zum Theil auch mit den Borstenwürmern. Im Teichschlamm u. s. w. leben mehrere Formen, die sich an Tubifex anschliessen. Von Naïden sah ich oft Nais, Dero, Aeolosoma (A. quaternarium?) u. a. — Zum Schluss möchte ich noch einen sehr kleinen Wurm erwähnen, den ich oft beobachtete, ohne ihn systematisch unterbringen zu können. Er ist länglich, zeigt jedoch keine Segmentirung. Die flache Bauchseite ist mit feinen Wimpern dicht besetzt, wodurch das Thierchen sich schnell vorwärts bewegt. Auf dem Rücken trägt es

an der vorderen Hälfte kürzere, an der hinteren Hälfte längere, nach hinten gekrümmte starke, griffelartige, bewegungslose Borsten, in 6 Reihen. Zwei besonders dicke Griffel ragen nach hinten schwanzartig heraus. Von den inneren Organen lässt sich ein langgestreckter gerader Darmkanal erkennen, welcher am ovalen Pol mit einem dickwandigen Oesophagus beginnt, der hierauf zu einem zwiebelförmigen Bulbus anschwillt, um dann in den weiteren Mitteldarm überzugehen. Der After liegt am Körperende. Bei manchen Exemplaren sieht man sodann noch in der hinteren Hälfte über dem Darme ein riesig grosses Ei, so dass dadurch der Rücken buckelartig hochgewölbt wird. Im Ei erkennt man deutlich den centralen grossen Kern.

Auch der Besprechung der Crustaceen können hier nur wenige Worte gewidmet werden.

Von Branchiopoden entwickelten sich einige wenige Individuen eines Branchipus-artigen Krebschens in einer starken Salzlösung. Sodann sei Branchipus (Chirocephalus) cervicornis Weltner[1]) genannt, den ich auch im Süsswasser (Klosterteich, General Paz) antraf. Daselbst sammelte ich ferner einen kleineren ähnlichen Branchipus mit gleichfalls bedeutend entwickelten appendices frontales, zugleich mit einem sehr grossen Apus, dessen geringelter langer Hinterleib keine Schwanzklappe erkennen lässt.

Im zweiten Regentümpel von General Paz fanden sich massenhaft Estheria u. a. — Von Cladoceren seien genannt: Daphnia, Daphnella u. a., von den sehr zahlreichen Ostracoden: Cypris u. s. w., von Copepoden: der gemeine Cyclops. Zum Schluss sei noch einer Reihe von Amphipoden gedacht, die näher zu behandeln mir leider noch nicht möglich war.

---

1) Sitzungs-Bericht der Gesellschaft naturforsch. Freunde zu Berlin, 1890, Nr. 3.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I.

Fig. 1. Amoeba pellucida n. sp. — Ecto- und Endoplasma hyalin, jedoch durch verschiedene Lichtbrechbarkeit unterschieden. Letzteres mit gelbgrünlichen z. Th. krystallinischen Körnchen und mehreren Flüssigkeitsvacuolen. — Vergr. = 2 × B = ca. 1200.

Fig. 2. Dieselbe Art; fast ganz ohne Inhaltskörnchen, ausser einem grünen Fremdkörper, einer contraktilen und mehreren anderen Vacuolen und dem bläschenförmigen Kern, der einen kugeligen hohlen (?) Nucleolus birgt. — Vergr. = 2 × B.

Fig. 3. Protamoeba flava n. sp. — Eine Flüssigkeitsvacuole, kein Kern. Körperoberfläche rauh; Pseudopodien z. Th. dichotomisch verzweigt und spindelförmig angeschwollen. Inhalt gleichmässig schwach gelblich-glänzend. — Vergr. = $2^1/_2$ × B = ca. 1500.

Fig. 4. Amoeba cubica n. sp. — Eine grosse contraktile Vacuole, von welcher radienartige Körnchenreihen ausgehen. Kern oval mit kleinem runden, glänzenden Nucleolus. — Vergr. = 2 × B.

Fig. 5. Sarella diplophrys n. g. n. sp. — An zwei entgegengesetzten Polen tritt je ein Büschel feiner z. Th. verzweigter Strahlen heraus, welche ganz feine Körnchen tragen. In der Nähe der Pole je eine regelmässig pulsirende Vacuole. Der Inhalt besteht hier aus glänzenden braunen Körnern, denen gegenüber der Kern excentrisch liegt. — Vergr. = $2^1/_2$ × B.

Fig. 6. Phythelios viridis. n. g. n. sp. — Kleine kugelige Helizoe mit scharfem Umriss (Contour) und sehr feinen, langen Strahlen. Innen ein grosser, grüner Körper (Symbiose?). Vergr. = $2^1/_2$ × B.

Fig. 7. Ein einfach gebautes, sehr kleines, noch nicht bestimmtes Heliozoon, nackt und von etwas rauher, runzeliger Oberfläche. Strahlen mässig zahlreich und mit grossen Körnchen. Kern excentrisch, bläschenförmig. — Mehrere contraktile Vacuolen. — Vergr. = 3 × B = ca. 1800.

Fig. 8. Nuclearella variabilis. n. g. n. sp. Ein fast kugeliges Exemplar mit allseitig entspringenden, zahlreichen hyalinen Pseudopodien, welche bei a eingezogen werden. Einige gabeln sich (b). Inhalt mit zahlreichen Flüssigkeitsvacuolen und Fremdkörpern (Krystallen etc.). — Vergr. = $1^1/_2$ × B = ca. 900.

Fig. 9. Dieselbe Art. — Hier nur ein spitzer Fortsatz. Haut dick. Innen im Endoplasma eine grosse Nahrungsvacuole, welche den grossen bläschenförmigen Kern halb verdeckt. Vergr. $1^1/_2$ × B.

Córdoba (Argentinien), Februar 1891.

Nachtrag.

Das im Texte erwähnte Würmchen, dessen systematische Stellung mir noch zweifelhaft erschien, steht offenbar in der Nähe der Gattung Chaetonotus, unterscheidet sich aber von den bekannten Gastrotrichen in wesentlichen Punkten. So ist jedes der Furkalfortsätze in einen oberen und einen unteren gespalten. Ferner befinden sich auch um die Afteröffnung herum lebhaft schlagende Zilien, welche länger als die der Bauchfläche sind, und schliesslich bemerkt man an der Mundöffnung noch zwei längere, unbewegliche feine Zirren, welche, nach vorne gerichtet, als Fühler zu dienen scheinen. Ich hatte dieselben zuerst übersehen.

D. Verf.

(Aus dem vergleichend-anatomischen Institut in Dorpat.)

Epithelreste am Opticus und auf der Retina.

Von

Dr. med. Alexander Ucke.

Hierzu Tafel II.

Bei den Untersuchungen, die ich behufs Abfassung meiner Dissertation anstellte, fand ich Gelegenheit, die Art der Umbildung des Augenblasenstiels zum Opticus etwas näher kennen zu lernen. Abgesehen von dem noch scheinbar streitigen Punkte, aus welchen Elementen die Opticusfasern sich bilden, traten mir in der Litteratur zwei Hauptansichten über die Umbildung entgegen, die kurz in Folgendem zusammengefasst werden können.

Eine Anzahl Autoren nimmt eine Trennung der Continuität der Pigmentlamelle der secundären Augenblase bei ihrem Uebergange in die äussere resp. dorsale Lamelle des Augenblasenstiels an, die meist mit dem Auftreten der Nervenfasern und der Obliteration der Stielhöhle in

Zusammenhang gebracht wird. Nach diesen Forschern geht das Gewebe des ursprünglichen Augenblasenstiels vorzugsweise in Stützgewebe des Nervus opticus auf.

Andere Forscher suchen die Lamelle des Pigmentblattes auch bis in die spätesten Stadien des Embryonallebens, ja bis zum ausgewachsenen Zustande auf dem Opticus in continuo mit dem Pigmentepithel der Retina.

W. Müller (XI, pag. 36) führt für Petromyzon die Obliteration des Lumens der Augenstielhöhle auf eine Vermehrung der dasselbe auskleidenden Epithelien zurück. Durch das Auftreten von Fasern würde dann der Zusammenhang dieser Epithelien, die als Axenstrang noch längere Zeit erhalten bleiben, mit dem Pigmentepithel „unterbrochen". Der übrige Augenstiel wird zu Stützzellen umgewandelt.

C. K. Hoffmann (VI, pag. 54, VII) schliesst für Knochenfische und Reptilien a priori, „dass die Continuität der Pigmentlamelle und der dorsalen Wand des Augenblasenstiels erst sehr spät unterbrochen wird" und zwar erst, wenn der ganze Stiel faserig geworden ist. Er stellte für Knochenfische und später für Reptilien (VII) den Modus der Faserbildung so fest, dass sie an der ventralen Seite des Opticusquerschnittes zuerst auftreten und dann dorsalwärts an Terrain gewinnen. Diesen Process glaubt er auf Grund seiner Untersuchungen an diesen beiden Thierklassen für alle Wirbelthiere als gleichartig annehmen zu können.

Radwaner dagegen vertritt die Meinung (XII, pag. 35), dass Zellen des ursprünglichen Augenblasenstiels sich bis zum ausgewachsenen Zustande auf dem Opticus erhalten. Er beschreibt bei Forellenembryonen „oberhalb und unterhalb der Opticusfasern je eine zusammenhängende Lage" Zellen, die „mehr weniger cubisch geformt sind" und „gleichsam ein präformirtes Gehäuse bilden, in welchem sich die Sehnervenfasern entwickelten und in's Auge hineingelangten". Diese Zellen könnte man in der „auskleidenden Membran des rings um den Opticus befindlichen Lymphraumes (Schwalbe, Axel Key und Retzius)" wiederfinden.

Für die Reptilien beschreibt ein ebensolches „Gehäuse" Béraneck (II, pag. 534) und betont, dass es aus Zellen besteht, die dem Ectoderm angehören: „Ce n'est que plus tard

qu'à ces cellules viennent s'en ajouter d'autres appartenant au mésoderme."

Forster und Balfour (V, pag. 104) sagen vom Hühnchen, dass nach Entwickelung der Nervenfasern im Opticus diese nur mit der inneren Wand oder der eigentlichen Retina in Verbindung stehen.

In der vergleichenden Embryologie von Balfour (I, pag. 438) heisst es, dass „aller Zusammenhang zwischen der äusseren Wand des Augenbechers und dem Sehnerv aufgehoben ist, sobald die Fasern auftreten".

Wiedersheim (XV, pag. 412) erwähnt, dass gleichzeitig mit dem Verwachsen der beiden Wandungen der Retina das Lumen des Augenblasenstiels schwindet.

Lieberkühn (X) nimmt, wenn ich ihn recht verstehe, auch eine Unterbrechung der Continuität in der äusseren Lamella der secundären Augenblase an der Uebergangsstelle auf den Stiel an.

Bergmeister (III) hat an Kaninchenembryonen bis zum 16. Tage ein einschichtiges, aus unpigmentirten Cylinderzellen bestehendes Stratum als Fortsetzung des Pigmentepithels auf dem Opticus beobachtet, lässt aber die Frage offen, was aus diesen Zellen wird.

Kölliker's Ansicht (VIII, pag. 297) geht dahin, dass, nachdem der Augenstiel solide geworden ist, „auch der Theil des Opticus, der bisher mit dem Pigmentblatte vereint war, mit der Anlage der Retina sich verbindet, so dass nunmehr der ganze Nerv mit der distalen Wand der Augenblase zusammenhängt".

Erwähnen will ich noch die Angabe von Kuhnt (IX, pag. 205), der „an einer ganzen Reihe von Präparaten längs der scharf begrenzten Innenfläche der Pia optici deutlich ovale Kerne in membranartiger Verbindung sah", sowie von Falchi (IV, pag. 94), der die Zellen der proximalen Lamelle sich in diejenigen fortpflanzen lässt, „welche zum grössten Theil das Stützgewebe des Nervus opticus bilden".

Schwalbe (XIII, pag. 397) glaubt beim Huhn an einer etwas excentrisch gelegenen Stelle des Opticusquerschnittes ein Rudiment der Stielhöhle gefunden zu haben.

Besonderes Interesse verdient jedoch, wie ich später nachzuweisen versuchen werde, ein Injectionsbefund, den Schwalbe

in seinem Lehrbuch der Anatomie des Auges als „merkwürdig“ bezeichnet (XIV, pag. 111). Es findet nämlich bei Injectionen unter die Pia optici zuweilen eine Ablösung des Pigmentepithels von der Retina und Eindringen der Injectionsmasse in diesen der primitiven Augenblasenhöhle entsprechenden Raum statt.

In meiner Dissertation (XV) stellte ich fest, dass bei Huhn und Schaf ein Uebergreifen der Pigmentirung des äusseren Blattes des Augenbechers auf den Augenblasenstiel stattfindet. Zugleich constatirte ich aber, dass dieser Befund nur ein vorübergehender ist, und dass bei älteren Embryonen das Pigment, wie die Autoren übereinstimmend mittheilen, am Opticuseintritt aufhört. Bei dieser Gelegenheit fand ich 1) dass, wenn auch das Pigment aufhört, das Epithel keineswegs sein Ende zu erreichen braucht, sondern sich auf den Opticus fortsetzt und 2) dass ein analoger Epithelrest sich in der Excavation der Papille erhält, der von Bergmeister als „innere Lage von Cylinderzellen“ beschrieben wurde und den ich im weitern kurzweg als „Bergmeister'schen Epithelzapfen“ bezeichnen werde.

Während aber Bergmeister nur Kaninchenembryonen untersuchte, war ich bemüht, soweit mein Material es mir erlaubte, die ontogenetischen Verhältnisse mit phylogenetischen Erhebungen zu vergleichen.

Petromyzon, bei dem ich a priori die Verhältnisse am einfachsten und klarsten zu finden hoffte, stand mir leider nur in sehr alten Exemplaren zu Gebote, so dass ich in Bezug auf das Epithel an der Aussenfläche des Opticus die Cyclostomen ganz unberücksichtigt lassen muss.

Dagegen fand ich an Forellenembryonen die Radwaner'schen Angaben voll bestätigt. Zwei Embryonen von Trutta fario von etwa 15 mm Länge hatte ich in Schnittserien von ca. 7 μ Schnittdicke senkrecht zur Längsaxe des Objectes zerlegt. Es war mir nicht gelungen, den Sehnerv in seiner ganzen Länge vom Gehirn bis zum Auge auf einem Schnitt zu treffen, doch kam die Schnittrichtung dieser gewünschten Ebene sehr nahe, so dass man durch Vergleich weniger Schnitte sich leicht ein Bild von den Verhältnissen machen konnte.

Ich erlaube mir in Fig. 1 den Sehnerveneintritt in die Re-

tina mit einem Theil des Opticus (Of) bei starker Vergrösserung (Immersion $^1/_{12}$) wiederzugeben, wenngleich das Bild vollkommen den bei schwacher Vergrösserung dargestellten Figuren von Radwaner (XII, Figg. 6 u. 7) entspricht. Wir sehen hier den Opticus fast ausschliesslich aus Fasern (Of) bestehen; nur wenig Kerne (st), die unzweifelhaft dem embryonalen Gewebe des Augenblasenstiels entstammen, sind zwischen die Fasern eingelagert, und es scheint mir wahrscheinlich, dass sie zu dem späteren Stützgewebe des Opticus werden. Die ventrale Seite des Opticus ist von einer einfachen Lage von Zellen begrenzt (E. v.), deren Form man nicht eigentlich genau angeben kann, da die Zellgrenzen keineswegs scharf ausgeprägt sind; dass dieselben aber epithelialer Natur sind, können wir aus zwei Gründen behaupten: erstens, weil sie sich deutlich, ich möchte sagen auffallend durch Grösse und Form von den dicht anliegenden mesodermalen Zellen der Anlage der Pia optici unterscheiden, und zweitens, weil sie ein ganz continuirliches Stratum vom Gehirn bis zum Uebergange in's Pigmentepithel der Retina bilden. An der dorsalen Fläche ist ein solches Stratum in dem wiedergegebenen Object nicht deutlich, sondern man sieht nur in Zwischenräumen Kerne (E. d.), die einer gleichen Lage von Zellen entsprechen könnten. Dass aber auch an der dorsalen Seite des Opticus die Lage continuirlich ist, sieht man an den benachbarten Schnitten desselben Objectes, die die Verhältnisse mit evidenter Deutlichkeit zeigen. Genau dasselbe konnte ich, wenn möglich, in noch grösserer Deutlichkeit, an dem andern Object von Trutta constatiren, das mir vorlag.

Weiter sieht man an's Auge herantretend die Nervenfasern sich zusammendrängen und bei O durch die Retina in's Auge treten.

Gerade dieser Schnitt wurde von mir für die Zeichnung gewählt, weil er zeigt, dass auch die andern Flächen des Opticus ausser der ventralen und dorsalen mit Epithelzellen ausgekleidet sind: in der Gegend um den Punkt x finden wir sich anschliessend an das ventrale Epithelstratum und an die Zellen des Pigmentepithels einen Haufen Zellen: es ist dies die seitliche Wandung des Sehnerven, die dadurch in dieser Weise in die Erscheinung tritt, dass der Opticus etwas schräg und flach getroffen ist, wobei die erwähnte Zellgruppe die Fasern theilweise deckt.

Nach dem Gesagten scheint es mir keinem Zweifel zu unterliegen, dass wir bei Salmo ein „Gehäuse" von Epithelzellen haben, in welchem die Nervenfasern vom Gehirn zur Retina verlaufen. Wie lange sich dies „Gehäuse" erhält und was aus ihm im Laufe der weiteren Entwickelung wird, muss vorläufig der weiteren Forschung anheimgestellt werden. Erwähnen muss ich jedoch einen Befund an denselben Objecten von Trutta, der uns zum Schluss der Arbeit auf einen gewissen Zusammenhang zwischen diesem „Gehäuse" und dem Bergmeister'schen Epithelzapfen leiten wird.

Verfolgen wir die Nervenfasern des Opticus bei ihrem Durchtritt durch die Retina in's Innere des Auges, so sehen wir dieselben sich in zwei Lagen auseinanderbiegen und an der Innenfläche der Retina nach beiden Seiten hinlaufen. Bei diesem Auseinanderbiegen kommt ein kleiner Trichter zu Stande, der der physiologischen Excavation der Papille entspricht und hier von einer Lage von Zellen ausgefüllt war, die der Lagerung nach dem Bergmeister'schen Zapfen bei Säugethieren entsprechen würden.

Ich konnte an beiden mir vorliegenden Exemplaren von Salmo constatiren, dass diese Zellen ihrem Aussehen nach vollkommen den Epithelzellen, wie sie am Sehnerv und auch in der Retina vorlagen, glichen. Wohl zu unterscheiden sind sie jedoch auch von den mesodermalen Zellen, die hier im Trichter mit der Arteria centralis resp. hyaloidea in den Glaskörperraum eintreten.

Der Character des erwähnten Epithels, das von Bergmeister bei Säugethieren als ein cylindrisches beschrieben wird, war in meinen Präparaten nicht genau festzustellen, da das epitheliale Gewebe überhaupt hier noch embryonale Charactere bewahrt hatte und man daher auf eine Bestimmung der Zellgrenzen verzichten muss. Was die Ausdehnung betrifft, so war es auf die Trichtergegend beschränkt und war nicht auf die Retina weiter zu verfolgen.

Die Amphibien (Axolotl, Frosch, Triton) haben einen so ungemein dünnen Opticus, dass die Feststellung eines „Gehäuses" um denselben, wie ich mich überzeugen musste, sehr schwer fällt. In dieser Hinsicht erwiesen sich meine Präparate als nicht überzeugend, weshalb ich von ihnen ganz absehe; allein in Bezug

auf den Bergmeister'schen Zapfen boten sie einen interessanten Befund. Ein Triton taeniatus von 24 mm Länge war in eine Serie von Querschnitten zerlegt. An der Eintrittsstelle des Sehnerven in die Netzhaut war folgendes Verhalten zu beobachten. Man sieht auf den bezüglichen Schnitten die Fasern des Sehnerven durch die schon zum Theil differenzirten Schichten der Retina durchtreten und etwas unter dem Niveau der inneren Netzhautoberfläche sich in zwei Bündel spalten, die nach beiden Seiten hin an die Oberfläche der Retina gelangen und auf ihr weiterziehen. Auch hier kommt der Trichter zu Stande, der angefüllt ist von einem Haufen von Zellen, die sich durch nichts von den Zellen der Retina selbst unterscheiden. Ich glaube daher auch hier für ihre epitheliale Natur einstehen zu können und berechtigt zu sein, die Analogie der Befunde für Fische, Amphibien und Säugethiere festgestellt zu haben, um so mehr, als es mir gelang, auch bei einer Larve von Rana fusca von 20 mm Länge die epitheliale Auskleidung des Trichters zu constatiren.

Kehre ich zu der Frage des Epithelnachweises auf dem Opticus zurück, so möchte ich im Anschluss an die Angaben von Forster und Balfour und Schwalbe hier an der Hand meiner Präparate für das Hühnchen den Modus des Auftretens von Fasern im Augenblasenstiel als den gleichen hinstellen, wie ihn C. K. Hoffmann für Knochenfische und Reptilien festgestellt hat.

An einem Hühnchenembryo von 119 Stunden fand ich auf einem Schnitt der Serie den Augenblasenstiel in seiner ganzen Länge getroffen; die dorsale Wand des Stiels bestand aus cylindrischen Epithelzellen, die in continuirlicher Lage in's Pigmentepithel übergingen (das letztere war noch nicht in ganzer Ausdehnung pigmentirt, sondern der an den Augenstiel grenzende Theil pigmentfrei); ventralwärts von dieser Epithellage war ein spaltförmiger Hohlraum zu beobachten, die Stielhöhle, die mit der primitiven Augenblasenhöhle communicirte und ventral von einer zweiten Lage Epithelzellen begrenzt wurde. An diese schloss sich ein Strang von Fasern, die an ihrer ventralen Seite einen zweiten Epithelbelag aufwiesen; dieser stand wiederum mit der Pigmentlamelle der Retina in Zusammenhang, während der central gelegene Epithelstrang zusammen mit den Fasern zur inneren Lamelle der secundären Augenblase, zur eigentlichen Retina zu verfolgen war. Dieser Schnitt war offenbar nahe an

die Axe des Augenblasenstiels, aber nicht in die von mir in meiner Dissertation aufgestellte Nullmeridianebene[1] gefallen, sondern stand zu derselben unter einem spitzen Winkel, den ich als kleiner als einen halben rechten taxire.

Aus der Beschreibung des Bildes mit Hinzuziehung dieser Orientirung scheint mir hervorzugehen, dass die Faserbildung auch beim Hühnchen an der ventralen Seite des Augenstiels beginnt und dorsalwärts sich verbreitet; dabei wird jedoch auch die Stielhöhle mit dem sie auskleidenden Epithel allmählich dorsalwärts gedrängt, wobei die dorsale Lamelle einschichtig wird, die ventrale Begrenzung der Höhle durch die Zunahme der Fasern dieselbe Verdünnung bis auf eine Schicht erfährt.

Bei diesem Process bleibt aber stets auch ventral von den auftretenden Fasern eine einschichtige Lage Epithel erhalten — das „Gehäuse" ist vollständig.

In diesem Stadium waren Fasern im Verlauf des ganzen Augenstiels sichtbar.

Eine Stufe weiter ist das Präparat, dessen Schnittserie die Fig. 2 entnommen ist.

Es ist dies dasselbe Object von 134 Stunden (Hühnchen) und derselbe Schnitt, der bereits eine Beschreibung in meiner Dissertation gefunden hat, weil er ein Uebergreifen des Pigments auf den Opticus aufweist (Fig. 2, P). Hier interessirt uns der Umstand, dass der Augenstiel schon ganz faserig geworden ist; zwischen den Fasern findet sich allerdings noch eine grosse Zahl Zellkerne, die dem Gewebe des Augenstiels entstammen. Eingefasst sind jedoch die Sehnervenfasern von beiden Seiten von einer einschichtigen Lage cylindrischer Epithelzellen, die vom Pigmentepithel bis an's Gehirn zu verfolgen sind (Fig. 2, Ed. u. Ev.).

Ein geringer Rest der Stielhöhle ist bei Sh noch erhalten, der jedoch bei einer günstiger ausgefallenen Schnittrichtung etwas grösser zu erwarten wäre. Uns genügt es zu constatiren, dass die Stielhöhle ganz an die dorsale Seite des Opticus gedrängt ist.

Weiter sehen wir auch an diesem Schnitt an der Durch-

---

1) Als Nullmeridianebene bezeichne ich beim Embryo eine Ebene, die durch die Axe des Augenblasenstiels und die Mitte der Augenblasenspalte bestimmt ist.

trittsstelle der Sehnervenfasern durch die Retina dieselben sich in zwei Bündel spalten und einen Trichter bilden. Dieser Trichter ist auch hier von Zellen ausgefüllt, die vollkommen den ectodermalen Zellen der Retina gleichen, auch ist von Blut oder Blutgefässen in der Gegend nichts wahrzunehmen.

Die Continuität des Epithels der äusseren Lamelle der secundären Augenblase konnte ich auch an einem Hühnchenembryo von 150 Stunden beobachten.

Bei Säugethieren kam ich zu einem Resultat dank einem Präparat, das seine Darstellung in der Fig. 3 gefunden hat. Es stammt die Schnittserie von einem Schafembryo von etwa 25 mm Länge; in dem abgebildeten Schnitt ist der Opticus in ganzer Länge vom Auge bis zum Gehirn getroffen. Die Schnittrichtung in Bezug auf den Kopf des Embryo entspricht ungefähr Querschnitten, in Bezug auf das Auge und den Augenstiel nicht genau der Nullmeridianebene, wenn es noch erlaubt ist, diese Bezeichnung auf einen so weit entwickelten Augenstiel resp. Opticus anzuwenden.

Einen Schnitt weiter sieht man nämlich einen Mesodermzapfen von der ventralen Seite her dicht am Auge in den Opticus eindringen, diesen und die Retina in leichtem Bogen durchsetzen und zur Arteria hyaloidea gelangen: hier ist also die Rinne des Opticus getroffen. Die andere Linie für die Bestimmung der Ebene, die Axe des Augenblasenstiels resp. Opticus liegt, wie ich gleich zeigen werde, in dem Schnitt, der in Fig. 3 wiedergegeben ist.

Fig. 3 stellt den Opticus und einen Theil der Retina dar. Die obere Seite der Figur entspricht der dorsalen des Embryo. Da sehen wir das Pigmentepithel bis an den Opticus, aus stark pigmentirten cubischen Zellen bestehend, reichen; von hier zieht sich eine Reihe von Zellen, an's Pigmentepithel sich unmittelbar anschliessend, eine kurze Strecke weit längs dem dorsalen Rande der Opticusfasermassen; dann aber biegt diese Zellreihe, indem sie zweischichtig wird (Sh), in leichtem Bogen in die Substanz des Opticus ein und ist bis etwa zur halben Länge des letzteren zu verfolgen, wo wir die Zellen etwas unregelmässig angeordnet finden. Ausserdem findet sich von der Stelle an, wo dieser Zapfen in's Fasergewebe eindringt, eine zweite einschichtige Lage von Zellen, die längs dem dorsalen Rande des Opticus hinzieht (E. d.). Beide

Zellstränge kann ich nicht umhin, für ectodermalen Ursprungs, also echte Epithelien anzusehen.

Ich glaube aber auch nicht fehl zu gehen, wenn ich behaupte, dass der erwähnte Epithelzapfen der Rest der frühembryonalen Stielhöhle ist und zwar spricht dafür auch der Umstand, dass er ziemlich genau in der Nullmeridianebene des Stieles sich findet.

Da der Opticus die Andeutung einer Spiralwindung aufweist, so ist natürlich diese Ebene nicht genau aufrecht zu erhalten, allein aus einem Vergleich mit den nebenliegenden Schnitten der Serie ist dies zum mindesten sehr wahrscheinlich gemacht, indem es sich ergibt, dass dies der mittelste aller den Opticus aufweisenden Schnitte ist.

Eine andere Frage ist aber, wie es kommt, dass die Stielhöhle hier so nahe an die dorsale Seite des Opticus zu liegen kommt, und ob das nicht gegen meine Auffassung dieses Gebildes als Stielhöhle spricht? Mir erscheint im Gegentheil diese Lagerung wieder mit Aufrechterhaltung der Theorie der Faserbildung von C. K. Hoffmann als ganz natürlich. Treten die Fasern zuerst ventral auf, verbreiten sie sich dann dorsalwärts, so wird, vorausgesetzt, dass in der dorsalen Wand des Stiels keine Fasern auftreten, die Stielhöhle oder das sie auskleidende einschichtige Epithel dorsalwärts gedrängt und kommt zuletzt dicht unter dem Epithel zu liegen, welches den Opticus an der dorsalen Seite deckt.

Eine derartige Auffassung scheint mir keinerlei Thatsachen zu widersprechen, sondern im Gegentheil durch die Präparate vom Hühnchen, die ich vorhin beschrieb, eine Bestätigung zu finden, so dass ich geneigt bin, den Modus für alle Wirbelthiere als den gleichen mit geringen Abweichungen anzunehmen.

Auf der Fig. 3 ist die die dorsale Fläche des Opticus deckende Epithellage nicht unanfechtbar deutlich ausgeprägt. Ich muss gestehen, dass die Constatirung dieses Continuums von Zellen an so alten Embryonen keineswegs leicht ist; daher habe ich, um mich Täuschungen nicht hinzugeben, nur solche Präparate in den Kreis meiner Betrachtungen gezogen, die die Verhältnisse vollkommen deutlich zeigen. Zum Zwecke des Nachweises, dass diese Zelllage wirklich vorhanden, soll die Fig. 4 dienen, die einem Object von derselben Länge und Behandlungs-

weise, wie das vorige, entlehnt ist. Der Opticus ist hier stumpf abgeschnitten. An der dorsalen Seite sieht man bei Ed das Epithel von der Pigmentlamelle ausgehen und, weil der Schnitt den Opticus flach getroffen hat, scheinbar continuirlich in's Mesoderm übergehen. Die Continuität der Epithellage auf Retina und Opticus an ihrer dorsalen Fläche ist aber aus diesen beiden Figuren ersichtlich. Dieselben zeigen aber auch die Epithelauskleidung des Trichters der Papille, die Bergmeister als Cylinderepithel bei Kaninchen beobachtet hat. Bei Durchmusterung der Serien lässt sich der Verlauf der Centralgefässe durch Sehnerv und Retina feststellen, wobei es sich herausstellt, dass sie in denselben Trichter zu liegen kommen. Nun ist in meinen Präparaten der cylindrisch-epitheliale Character der Auskleidung des Trichters keineswegs so deutlich ausgeprägt, wie Bergmeister ihn beschreibt und würde mir daher die Entscheidung schwer fallen, ob ich diese Zellen zum ectodermalen Gewebe des Augenblasenstiels nehmen, oder sie von dem mit den Blutgefässen eingedrungenen Mesoderm ableiten soll. Allein hier, glaube ich, tritt die Phylogenie in ihre Rechte; was wir bei Fischen, Amphibien und Vögeln deutlich wahrgenommen haben, sollten wir auch bei Säugethieren erwarten, zumal wenn uns die Angabe eines Autors vorliegt, der die Dinge deutlich gesehen hat.

Am Schlusse meiner Beobachtungen möchte ich kurz zusammenfassen, was mir aus denselben hervorzugehen scheint, und zwar: 1) dass auf der Opticusoberfläche lange Zeit sich eine Epithelauskleidung erhält (Gehäuse — Radwaner), 2) dass der Trichter der Papille eine gleiche Epithelauskleidung längere Zeit behält, 3) dass die Höhle des Augenblasenstiels dorsalwärts verdrängt wird.

An dies anschliessend möchte ich für den Modus der Umbildung des Augenblasenstiels zum Opticus eine Theorie aufstellen, die theilweise schon von C. K. Hoffmann, Radwaner, Birakeck und Bergmeister ausgesprochen ist.

Mir scheint es am wahrscheinlichsten, dass die Faserbildung im Augenblasenstiel an seiner ventralen Fläche auftritt, jedoch nicht in der äussersten an's Mesoderm dicht angrenzenden Epithelzellenlage, sondern tiefer im Gewebe des Stiels mit Einschaltung eines einschichtigen Epithels zwi-

schen Fasern und Mesoderm. Indem die Faserbildung dann dorsalwärts und auch nach beiden Seiten an Umfang gewinnt, kommt das zu Stande, was Radwaner als Faserbildung im „präformirten Gehäuse“ bezeichnet, zugleich aber wird die von einem Epithel ausgekleidete Stielhöhle dorsalwärts verdrängt. Hier nun erscheint es mir im Hinblick auf Schwalbe's „merkwürdige Injectionsergebnisse“ (l. c.) wahrscheinlich, dass irgend eine Art Verschmelzung mit dem subpialen Lymphraum zu Stande kommt, der es uns verständlich macht, warum bei Injectionen unter die Pia eine Ablösung des Pigmentepithels von der Retina stattfindet. Wo wir zuletzt am ausgewachsenen Opticus den Rest der Stielhöhle zu suchen haben, darüber möchte ich noch keine Vermuthungen aussprechen. Für die Radwaner'sche Ansicht jedoch, dass wir in der „auskleidenden Membran des rings um den Opticus befindlichen Lymphraumes (Schwalbe, Axel Key und Retzius)“ das „präformirte Gehäuse“ wiederfinden, glaube ich eine kleine Stütze geliefert zu haben.

Führen wir nun diese Theorie consequent durch, so müssen wir auch in der Rinne des Augenstiels eine Epithelauskleidung der Fasern erwarten und wo wir sie deutlich wiederfinden und mit Sicherheit nachweisen können, ist der Trichter der Papille. Bergmeister hat den Befund zuerst bei Kaninchenembryonen beschrieben, mir gelang es, seine Angaben durch Erhebungen bei Trutta, Triton, Rana, Huhn und Schaf zu bestätigen.

Allein ich gehe noch einen Schritt weiter: ich postulire auch auf der innersten Lage der Retina, die ja nächst der limitans interna die Faserschicht ist, eine Epithellage. Hier nun lassen uns unsere hochentwickelten Wirbelthiere im Stich. Nur eines scheint einen so primitiven Bau aufzuweisen, dass es vielleicht im Sinne des Gesagten verwerthet werden könnte. Es ist dies Ammocoetes. Hier finden wir die Faserschicht nicht zu innerst von allen andern Schichten, sondern ihr sitzt ein zweischichtiges Epithel auf, wie ich es an zwei Exemplaren zu beobachten Gelegenheit hatte und wie es auch von W. Müller beschrieben wird. In der Weiterentwickelung ist dies Epithel offenbar verloren gegangen, so dass man bei den Embryonen der anderen Wirbelthiere den Rest nur noch als Bergmeister-

schen Epithelzapfen in dem Trichter der Papilla nervi optici findet.

Die Belege für die vorliegende Arbeit sind den Sammlungen des vergleichend-anatomischen Instituts einverleibt.

Zum Schluss sei es mir gestattet, Herrn Prof. Dr. D. Barfurth für die mir mit Rath und That erwiesene Unterstützung auch an diesem Ort meinen besten Dank auszusprechen.

Dorpat, im März 1891.

Nachdem die vorliegende Arbeit schon druckfertig war, erschien im Märzheft des anatomischen Anzeigers (VI. Jahrgang, 1891, 6, pag. 155) eine Publikation von Froriep: „Ueber die Entwickelung des Sehnerven", wo dieser Autor die W. Müller'sche Theorie der Faserentwickelung im Opticus von der Retina in's Gehirn als richtig nachweist. Einerseits stimmen seine schematischen Abbildungen (von einem Torpedoembryo) mit meiner Ansicht, dass die Stielhöhle dorsalwärts verdrängt wird, überein, denn diese ist überall excentrisch verlagert gezeichnet, andererseits steht damit auch im Einklang die Theorie des Hereinwachsens der Fasern aus der Retina. Es ist danach ganz natürlich, dass dorsal von der Stielhöhle im Augenstiel keine Fasern auftreten.

Ich glaube deshalb, dass meine Befunde mit denen Froriep's in gutem Einklang stehen.

Litteratur-Verzeichniss.

1. Balfour, Fr. M., Handbuch der vergleichenden Embryologie. Deutsch von Vetter. Jena 1881.
2. Bèraneck, E., Recherches sur le développement des nerfs craniens chez les lézards. Recueil zool. Suisse I. 4 p. pag. 419.
3. Bergmeister, O., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Säugethierauges. Mittheil. aus d. embryol. Inst. der k. k. Univ. in Wien. Schenk. 1877, VI.
4. Falchi, Fr., Ueber die Histiogenese der Retina und des Nervus opticus. Arch. für Ophth. Bd. 34, II.
5. Foster u. Balfour, Grundzüge der Entwickelungsgeschichte der Thiere. Deutsch von Kleinenberg. Leipzig 1876.

6. Hoffmann, C. K., Zur Ontogenie der Knochenfische. Arch. für mikr. Anat. Bd. 23, 1884.
7. Derselbe, Weitere Untersuchungen zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. 11.
8. Kölliker, A., Grundriss der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Aufl. 1884.
9. Kuhnt, Zur Kenntniss des Sehnerven und der Netzhaut. 1. Structur des Sehnerven. Arch. für Ophth. Bd. 25, Abth. 3, pag. 179—288.
10. Lieberkühn, N., Ueber das Auge des Wirbelthierembryo. Schriften der Gesellschaft zur Beförderung d. ges. Naturwissenschaften zu Marburg. Bd. 10, 1875.
11. Müller, W., Ueber die Stammesgeschichte des Sehorgans der Wirbelthiere. Festschrift an C. Ludwig. 1875. Heft II der Beiträge zur Anatomie und Physiol.
12. Radwaner, J., Ueber die Entwickelung der Sehnervenkreuzung. Mittheil. aus d. embryol. Inst. d. k. k. Univ. in Wien. Schenk. 1877. II.
13. Schwalbe, G., Mikroskopische Anatomie des Sehnerven und der Netzhaut in Graefe-Saemisch, Handbuch der gesammten Augenheilkunde I, 1.
14. Schwalbe, G., Lehrbuch der Anatomie des Auges. 1887. Erlangen.
15. Ucke, A., Zur Entwickelung des Pigmentepithels der Retina. Diss. St. Petersburg. 1891.
16. Wiedersheim, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Th. I. Jena 1882.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel II.

Fig. 1 ist der Schnittserie eines in Picrinschwefelsäure fixirten und mit alkoholischem Boraxcarmin in toto gefärbten Forellenembryo entnommen. Gezeichnet mit einem Abbe'schen Zeichenapparat. Vergrösserung 500 : 1 (homogene Immersion $^1/_{12}$, Oc. II, Zeiss).

Der Sehnerv bei seinem Eintritt in die Retina.

Abkürzungen: R = Retina.
Pe = Pigmentepithel.
Ch = Anlage der Chorioidea.
Ed = Epithel an der dorsalen Seite des Opticus.
Pi = Anlage der Pia.
St = Kerne des Augenstiels, die zu Stützzellen des Opticus werden.
Of = Opticusfasern.
O = Eintritt der Opticusfasern in die Retina.

E. v. = Epithel an der ventralen Seite des Opticus.
x = flach getroffenes Epithel der seitlichen Wand des Opticus.

Fig. 2 ist ein Schnitt von einem 134 Stunden alten Hühnchen, das in Picrinschwefelsäure fixirt und im Schnitt mit Hämatoxylin nach Kleinenberg tingirt wurde. Vergrösserung 50 : 1. Querschnitt durch den Kopf. Beide Sehnerven mit ihrem Eintritt in die Netzhaut getroffen.

Abkürzungen ausser den vorher erwähnten:

Zh = Zwischenhirn.
S = Schlundbucht, der vorderste Theil.
Ch. d. = Chorda dorsalis.
C. C. = die beiden Carotiden.
B = Bergmeister's Epithelzapfen.
P = Grenze des Pigmentes auf dem Augenblasenstiel (beschrieben XV, pag. 20).
Sh = Stichhöhle.

Fig. 3. Schafembryo von etwa 25 mm Länge. Carminfärbung. Querschnitt durch den Kopf. Der Sehnerv in ganzer Länge bis zum Gehirn. Bezeichnungen wie vorhin.

Fig. 4. Schafembryo von etwa 25 mm Länge. Carminfärbung. Querschnitt durch den Kopf. Der Sehnerv stumpf abgeschnitten. Die Continuität des Epithels an der dorsalen Seite (E. d.) mit dem Pigmentepithel. Bei A. h. die Arteria hyaloidea, deren Durchtritt durch den Sehnerv auf dem vorhergehenden Schnitt derselben Serie zu sehen war.

(Aus dem vergleichend-anatomischen Institut in Dorpat.)

Ueber Zellbrücken glatter Muskelfasern.

(Nach einem Vortrage in der anatomischen Section des X. Internationalen Congresses in Berlin 1890.)

Von

D. Barfurth.

Hierzu Tafel III.

Bei einer zufälligen Durchmusterung feiner Längsschnitte vom Dünndarm der Katze fielen mir an den quergeschnittenen Ringmuskelfasern eigenthümliche zahnartige Vorsprünge auf, die

eine grosse Aehnlichkeit mit den durch Max Schultze[1]) u. A. bekannt gewordenen „Stacheln und Riffen“ hatten. Die genauere Untersuchung ergab, dass es sich in der That um „Zellbrücken“, wie ich sie mit Flemming[2]) kurz nenne, handelte.

Solche Zellbrücken an glatten Muskelfasern bei Säugethieren hat zuerst Kultschitzky[3]) in der Muscularis externa des Hundedarmes gefunden. Später beschrieb Busachi[4]) ähnliche Bildungen in hypertrophischen Muskelfasern des Kaninchendarms nach künstlicher Stenose. Ich selber fand sie bei der Katze in der äussern Muskelschicht des Magens, in der Längs- und Ringmuskulatur am Duodenum, Dünndarm und Dickdarm, ganz vor kurzem auch beim Menschen in der Längs- und Ringmuskulatur der Flexura sigmoidea. Letzteres Präparat verdanke ich einer Operation des Herrn Geheimrath Prof. Dr. König in Göttingen: es wurde ganz frisch von Herrn Assistenzarzt Dr. Maass in Flemming'scher Mischung fixirt und mir freundlichst überlassen.

Was die Methode der Untersuchung anbetrifft, so habe ich stets die Darmstücke unter mässigem Drucke injicirt und sie dann in dieselbe Fixirungsflüssigkeit, die zur Injection verwandt wurde, gelegt. Als die besten Fixirungsmittel ergaben sich Chromessigsäure nach Flemming, Chromsäure ($^1/_6$ $^0/_0$), und Palladiumchlorür. Weniger geeignet erwies sich Osmiumchromessigsäure; ungeeignet war Alkohol, Müller'sche Flüssigkeit, Pikrinschwefelsäure; auch mit Sublimat (nach Heidenhain) und gesättigter wässeriger Pikrinsäurelösung habe ich keine günstigen Resultate erzielt. Die Färbung geschieht am besten mit Borax-Carmin allein; will man die Kerne stärker hervorheben, so kann man noch nachträglich mit Hämatoxylin färben. Eosin, Vesuvin etc. färben die Kittsubstanz so stark,

1) Max Schultze, Die Stachel- und Riffzellen der tiefen Schichten der Epidermis, dicker Pflasterepithelien und der Epithelialkrebse. Virchow's Archiv, 30. Bd., 1864, pag. 260 ff.

2) W. Flemming, Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung. Leipzig 1882, pag. 52.

3) Kultschitzky, Ueber die Art der Verbindung der glatten Muskelfasern mit einander. Biologisches Centralbl., VII. Bd., pag. 572 ff.

4) Busachi, Ueber die Neubildung von glattem Muskelgewebe. — Ziegler und Nauwerck, Beiträge zur path. Anat. und zur allg. Pathol. IV. Bd., 1888.

dass man von den Zellbrücken nur in besonders günstigen Fällen etwas sieht.

Zur Demonstration der Zellbrücken ist ferner erforderlich, dass die Schnitte richtig angefertigt sind. Schnitte, die dicker sind als 5 μ, kann man im allgemeinen ohne Schaden für die Wissenschaft entfernen. Noch wichtiger ist, dass die Schnittrichtung genau senkrecht auf die Längsaxe der Muskelfasern fällt. Da die Muskelleisten sehr niedrig sind, kommen sie nicht zu Gesicht, wenn der Schnitt nicht genau quer, sondern schräg fällt. Für skeptische Anfänger will ich noch bemerken, dass man diese Bildungen nur bei scharfer Einstellung des Beleuchtungs-Apparates (Abbe) und der Irisblende und bei voller Beleuchtung (weisse Wolke) zu sehen pflegt.

Ueber die Anordnung und den feineren Bau der Muskelbrücken bemerke ich folgendes:

Die Muskelfasern erscheinen auf Querschnitten als polygonale, runde oder ovale, dunklere oder hellere Felder, zwischen denen überall geringe Abstände, Intercellularräume, auftreten. Diese Zwischenräume werden überbrückt durch schmale und niedrige Fortsätze der Muskelsubstanz, welche die Muskelfasern mit einander verbinden. Die Zellbrücken finden sich an sämmtlichen Querschnitten der Muskelfasern, überziehen dieselben also in ihrem ganzen Verlauf. Kultschitzky bezeichnet sie als „kleine protoplasmatische Brückchen", Busachi hält sie für „sehr zarte Flimmerhaare, die sich mit gleichartigen Gebilden der benachbarten Elemente verbinden und so Flimmerräume bilden". Nach meiner Ansicht bestehen sie aus niedrigen Leisten, die in ziemlicher Ausdehnung die Oberfläche der Muskelfasern überziehen. Zu dieser Ansicht führt mich die Untersuchung feiner Längsschnitte. Wären die Zellbrücken Flimmerhaare, so müsste bei geeigneter Einstellung die Oberfläche der Muskelfasern fein punktirt erscheinen. Man sieht aber thatsächlich nur feine, etwas unregelmässig verlaufende Längslinien, die ich als optischen Ausdruck der Muskelleisten auffasse. Ob freilich diese Leisten der Längsstreifung entsprechen, die von vielen Forschern an den glatten Muskelfasern gesehen wurde, muss ich dahingestellt sein lassen. Kölliker sagt z. B.: „Noch will ich bemerken, dass die Faser-

1) Kölliker, Beiträge zur Kenntniss der glatten Muskeln. Zeitschrift f. wiss. Zool. 1. Bd., pag. 48 ff. (pag. 57).

zellen der Gedärme nicht selten eine undeutliche Längsstreifung zeigen und mit und ohne Zusatz von Essigsäure oft den Anschein darbieten, als ob sie aus einer Hülle und einem bald mehr homogenen, bald mehr streifigen Inhalt beständen." Hier wird die Streifung offenbar nicht an die Oberfläche der Faser, sondern unter die „problematische" (pag. 49) Hülle verlegt. Schwalbe[1]) beschreibt die Oberfläche isolirter glatter Muskelfasern aus der Harnblase des Hundes als „fein gestrichelt" (pag. 402 und 406, Erklärung der Abbildungen: Fig. 2 und 5) und gibt auch eine entsprechende Zeichnung davon (Tafel XXIV, Fig. 2 u. 5). Nach Schwalbe existirt zwischen contractiler Substanz und Kittsubstanz keine besondere, dem Sarcolemma vergleichbare Membran (pag. 402). Dem entsprechend verlegt Schwalbe die Strichelung in die äusserste Schicht der contractilen Substanz und sieht an der Peripherie optischer Querschnitte der Fasern „einen Kranz dunkler Punkte, offenbar die optischen Querschnitte der feinen Strichelchen". Schwalbe lässt unentschieden, was die letzteren bedeuten; es ist aber nach meiner Ansicht wohl möglich, dass es sich um dieselben Gebilde handelt, die ich oben beschrieben habe.

Eine Längsstreifung erwähnt ferner J. Arnold[2]), ohne über ihre Bedeutung etwas auszusagen. Dagegen beziehen sich die Aeusserungen von Margo[3]), G. Wagner[4]) und Kölliker[5]) offenbar auf eine fibrilläre Structur der glatten Muskelfaser, die auch von Ranvier[6]) u. a. angenommen wird.

1) Schwalbe, Beiträge zur Kenntniss der glatten Muskelfasern. Dieses Archiv, 4. Bd., pag. 392 ff.

2) J. Arnold, Gewebe der organischen Muskeln. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben pag. 137 ff. (pag. 138).

3) Margo, Neue Untersuchungen über die Entwickelung, das Wachsthum, die Neubildung und den feineren Bau der Muskelfasern. Denkschriften der kaiserl. Akad. der Wiss., 20. Bd. Wien, 1862.

4) G. R. Wagener, Ueber die Muskelfaser der Evertebraten. Hier sind auch die Fibrillen der glatten Muskelfasern von Säugethieren (Kaninchenmagen) erwähnt und gezeichnet. Tafel V, Fig. 24. Müller's Archiv, 1863.

5) Kölliker, Handbuch der Gewebelehre. 6. Aufl. 1889, pag. 136, Fig. 97 (Muskelzellen des Vas deferens des Menschen).

6) Ranvier, Traité technique d'histologie, pag. 524.

Ueber ähnliche Bildungen (Längsstreifung, Fibrillen) bei Wirbellosen finden sich Angaben bei J. v. Holst[1]), Leydig[2]), Eberth[3]), Schneider[4]), G. R. Wagener[5]), Engelmann[6]), Cori[7]) u. a. Auf dieselben hier genauer einzugehen ist nicht meine Absicht. Nur auf eine besonders interessante Beobachtung Leydig's[8]) muss ich aufmerksam machen. Leydig sagt von den Muskelfasern der Hirudineen: „Häufig, bei unversehrt bleibender Spindelform, verbinden sich die nebeneinander herziehenden Muskeln von Stelle zu Stelle durch zarte Querbrücken, und auf solche sind wohl auch die uns oft begegnenden Zacken des Randes der Faserzellen zu beziehen: es sind Reste der abgerissenen Verbindungsbalken" (pag. 127). Solche Querbrücken zeichnet Leydig Tafel IV, Fig. 69 an Muskelfasern von Aulocostomum nigrescens. Bei aller Verschiedenheit im einzelnen wird man mit mir die Ueberzeugung gewinnen, dass es sich hier um dieselben Bildungen handelt, die oben in Bezug auf die glatten Muskelfasern der Säuger besprochen wurden.

Man könnte nun vermuthen, dass die erwähnten Muskelleisten den von anderen Autoren beschriebenen Fibrillen entsprächen, da ja letztere auch ganz besonders in der Peripherie (der contractilen Substanz der Rindenschicht zum Unterschied von der Marksubstanz nach Schwalbe) sich finden. Diese Vermuthung ist aber nicht haltbar, da die Untersuchung guter Querschnitte mit Immersion (Leitz, $^1/_{12}$ Immersion, Ocul. 3)

---

1) J. von Holst, De structura musculorum in genere annulatorum musculis etc. Dissertation. Dorpat, 1846 (Fig. 1 u. 2).

2) Leydig, Zur Anatomie von Piscicola geometrica etc. Zeitschrift für wiss. Zool. 1. Bd., pag. 103 ff. (pag. 108). Dann besonders: Zelle und Gewebe. Bonn, 1886, pag. 124 ff.

3) Eberth, Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Trichocephalus dispar. Zeitschr. für wiss. Zool. 10. Bd., pag. 233 ff. (pag. 243; Tafel XVII, Fig. 14).

4) A. Schneider, Ueber die Muskeln und Nerven der Nematoden. Müller's Archiv, 1860, pag. 224 (pag. 227, Tafel V, Fig. 9).

5) G. R. Wagener, a. a. O.

6) Engelmann, Contractilität und Doppelbrechung. Pflüger's Archiv, XI. Bd., pag. 432 ff.

7) Cori, Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Gattung Phoronis. Zeitschr. für wiss. Zool. 51. Bd., pag. 480 ff. (pag. 511).

8) Leydig, Zelle und Gewebe, pag. 127.

ganz deutlich zeigt, dass zahnartige Vorsprünge der Fasern sich mit benachbarten entsprechenden Einrichtungen verbinden. Von Fibrillen ist hier nichts zu sehen.

Auch den Gedanken an eine auffallend regelmässige Schrumpfung in Folge mangelhafter Fixirung muss ich a limine abweisen.

Die Muskelleisten finden sich am schönsten an denjenigen Stellen, die der Einwirkung der Fixirungsflüssigkeit am leichtesten zugänglich waren, also in der Längsmuskulatur und den periphersten Theilen der Ringmuskulatur. Sie sind aber auch gerade an Querschnitten solcher Fasern sehr schön erhalten, die durch Contraction den Zusammenhang mit benachbarten Fasern theilweise verloren haben (Tafel III, Fig. 2 u. 3).

Es fragt sich nun, wie sich die Zellbrücken zu der Kittsubstanz verhalten, die von den meisten Forschern zwischen den Muskelfasern gefunden wurde. So sagt ganz neuerdings noch Gruenhagen[1]): „Zu den characteristischen Merkmalen des glatten Muskelgewebes gehört die Kittsubstanz, welche die einzelnen Elemente desselben, die Muskelzellen, unter einander verklebt.“ Kultschitzky ist dagegen der Ansicht, dass die einzelnen Zellen der glatten Muskulatur nicht durch eine Kittsubstanz, sondern eben „durch kleine protoplasmatische Brückchen mit einander verbunden sind“. Ich hoffe durch meine nachfolgend mitzutheilenden Beobachtungen einen Beitrag zur Lösung dieser Differenz liefern zu können.

Ich untersuchte den Dünndarm eines nur 3 Tage alten Kätzchens, der in derselben Weise fixirt war, wie der Darm der früher erwähnten Katze. Im Magen war noch geronnene Milch enthalten, die Chylusgefässe waren deutlich, die Peristaltik lebhaft. Die Muskulatur war schwach entwickelt. Zwischen den Muskelfasern war die Kittsubstanz sehr deutlich durch ihren Glanz, aber Zellbrücken und -lücken waren nicht vorhanden.

Eine erwachsene Katze wurde 4¹/₄ Stunden nach der letzten Fütterung getödtet. Im Magen fanden sich nur geringe Speise-

1) Gruenhagen, Ueber die Muskulatur und die Bruch'sche Membran der Iris. Anatomischer Anzeiger, 3. Bd., pag. 27.

reste, das Duodenum war fast leer, schlaff, erst beim Anschneiden trat wieder Peristaltik ein. Bei der Untersuchung des Duodenums fand sich zwischen den Muskelfasern eine sehr gut entwickelte Kittsubstanz, aber Zellbrücken waren selbst bei bester Beleuchtung mit starker Vergrösserung (Leitz Obj. 7, Oc. 3), die sonst die Zellbrücken deutlich zeigt, nicht zu sehen.

Ferner untersuchte ich Duodenum und Dünndarm einer Katze, die 24 Stunden gehungert hatte. Die mikroskopische Besichtigung ergab, dass die Zellbrücken schwach entwickelt und nur an einzelnen Stellen zu sehen waren; dagegen war die Kittsubstanz deutlich.

Ich habe dann mehrere Katzen (4) etwa 2—3 Stunden nach der letzten Fütterung untersucht und bei diesen die Zellbrücken deutlich, die Kittsubstanz wenig oder gar nicht gesehen.

Ich ziehe aus diesen Beobachtungen den Schluss, dass bei der Katze je nach Umständen, die vor allen Dingen vom physiologischen Zustand des Darmes abhängig sind, die Kittsubstanz in dem Maasse stärker entwickelt ist, als die Zellbrücken deutlich werden und umgekehrt.

Es fragt sich nun ferner, ob eine, wenn auch sehr spärliche, Kittsubstanz zwischen den Zellbrücken und -lücken nachweisbar bleibt. Diese Frage ist wegen der Kleinheit dieser Bildungen sehr schwer zu entscheiden. Dass in den Zelllücken Reste der Kittsubstanz vorhanden sind, glaube ich aus einem leichten Glanz der Ränder schliessen zu dürfen; dass sie aber zwischen je zwei Intercellularbrücken, gewissermaassen als Kitt zwischen den Spitzen[1], vorhanden ist, muss ich nach Untersuchung mit meinen besten optischen Hülfsmitteln verneinen[2]. Demgemäss erkläre ich mir die Architectonik der Zellbrücken und -lücken folgendermaassen: An der Oberfläche (dem Rindentheil,

1) Der Ausdruck „Spitze“ bezieht sich auf Querschnitte der Muskelfasern; in Wirklichkeit handelt es sich, wie oben hervorgehoben wurde, um Leisten.

2) Auch Flemming (a. a. O. pag. 56) kam zu diesem Resultate. Er sah an den grossen und deutlichen Brücken bei Salamandern keine differente Stelle in der Mitte, sondern sie erschienen als directe Verbindungen zwischen der beiderseitigen Zellsubstanz.

Ectoplasma) der Muskelspindeln erheben sich langgestreckte niedrige Leisten, die mit entsprechenden Bildungen anstossender Muskelfasern direct zusammenstossen; zwischen ihnen liegen langgestreckte anastomosirende Intercellularräume, die ein vielfach verzweigtes Canalsystem darstellen. Die Kittsubstanz zwischen den Muskelfasern ist sehr reducirt und kleidet in dünner Schicht die Intercellulargänge aus.

Hier ist wohl der Ort für einige Bemerkungen über die physiologische Bedeutung der Muskelbrücken und ihres Canalsystems. Wenn schon die früheren Angaben über die Abhängigkeit dieser Bildungen von der Verdauung schliessen liessen, dass es sich hier um Lymphbahnen handelt, so wird diese Anschauung noch mehr gestützt durch einen Vergleich mit anderen ähnlichen Einrichtungen, wie sie in den geschichteten Epithelien vorkommen.

Als Max Schultze die Stacheln und Riffe an den Epithelzellen der tieferen Schichten des Stratum mucosum in der Epidermis entdeckte, glaubte er, dass dieselben mit den Spitzen oder Riffen in einander griffen und so die benachbarten Zellen fest mit einander verbänden, „wie zwei mit den Borsten in einander gepresste Bürsten" (pag. 260). Bizzozero sprach dagegen die Ansicht aus, dass die Stacheln und Riffe vielmehr auf einander sässen, so dass zwischen ihnen eine Lücke entstände. Aehnlich äusserten sich Ranvier, Flemming, Heitzmann, Leydig, Pfitzner, Carrière, Mitrophanow, Preiss u. a.[1]) Dass letztere Ansicht die richtige ist, ergibt sich erstens aus der Thatsache, dass es Klein, Retzius und Henle jr.[2]), der unter Merkel's Leitung arbeitete, gelang, interstitielle Injectionen in die Intercellularräume zu machen.

1) Die Litteratur findet man bei Flemming (l. c.), bei Pfitzner (Die Epidermis der Amphibien, Morphol. Jahrbuch, 6. Bd., pag. 484), bei Leydig (l. c. pag. 110) und Mitrophanow (Zeitschrift für wiss. Zool. 41. Bd., pag. 302).

2) A. Henle, Das plasmatische Canalsystem des Stratum mucosum. Nachrichten von der königl. Gesellschaft der Wissensch. zu Göttingen, 1887, Nr. 14. Referat in W. Krause's Jahresbericht der Histologie (Jahresbericht der gesammten Medicin, 1887, Bd. 1) pag. 49.

Zweitens haben die Untersuchungen von Leydig, Flemming, Pfitzner und Mitrophanow an niederen Wirbelthieren mit Sicherheit ergeben, dass zwischen den Epithelzellen der Epidermis dieser Thiere oft auffallend grosse, manchmal sehr unregelmässig geformte Intercellularräume mit entsprechenden Zellbrücken bestehen. Mitrophanow fand in den Räumen sogar Leukocyten und Pigmentzellen.

Hält man mit diesen Thatsachen meine Beobachtungen zusammen, dass die Zellbrücken bei lebhafter Thätigkeit des Darmes am deutlichsten sind, so wird man wohl das richtige treffen, wenn man die Lücken zwischen den glatten Muskelfasern für Intercellularräume hält, die dazu bestimmt sind, der Lymphe schnellen Zu- und Abfluss zu ermöglichen. Dafür sprechen noch einige Beobachtungen, die ich bei weiteren Untersuchungen über das Vorkommen der Zellbrücken in den glatten Muskelfasern machte. Im Darm von Ratten und Mäusen, dessen Muscularis bekanntlich sehr dünn ist, fand ich keine Muskelbrücken. In der Muskulatur des Uterus, der Blase und der Aorta der Katze habe ich sie ebenfalls vergeblich gesucht. In diesen Organen sind die Muskelbündel von Bindegewebe reichlich durchsetzt, die leichte Circulation der Lymphe ist also gesichert (von Recklinghausen, His). Andererseits ist die Muscularis erwachsener Raubthiere (Hund und Katze) ausserordentlich dick[1]) und die Muskelfasern sind so dicht an einander gelagert, dass man nur spärlich Stränge von Bindegewebe, wenige Gefässe, Capillaren, Nerven etc. findet. Hier stösst die Circulation der Lymphe auf ähnliche Schwierigkeiten, wie in den geschichteten Epithelien, und deshalb sind als besondere Einrichtungen dafür die Intercellulargänge vorhanden. Aus diesem Grunde sehe ich in den Zellbrücken und -lücken der glatten Muskulatur eine functionelle Anpassung, die das Bedürfniss geschaffen hat.

Wenn es also nach dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse als sicher gelten kann, dass die Intercellulargänge

1) Freilich folgt nun daraus nicht, dass überall da, wo grosse Mengen von Muskelfasern zusammengedrängt liegen, auch Intercellulargänge vorhanden sein müssen. Ich habe z. B. den Muskelmagen eines Enterich vergeblich auf diesen Punkt hin untersucht.

zur Circulation der Lymphe dienen, so kann man die weitere Frage aufwerfen, ob nicht auch die Zellbrücken an sich, also die Protoplasmaverbindungen benachbarter Zellen, eine bestimmte Function haben. Diese Frage hängt mit der weitergehenden, öfter ventilirten Frage zusammen, ob nicht überhaupt sämmtliche Zellen des Organismus unter einander verbunden sind. Durch diese Einrichtung würde die bei der fortgesetzten Theilung der Eizelle und ihrer Entwickelung zum Organismus verloren gegangene Individualität wieder hergestellt, aus dem „Zellenstaat" würde wieder ein Individuum. Solche Anschauungen finden wir besonders bei den Botanikern. Für den Botaniker Sachs ist jede Pflanze im Grunde ein einziger zusammenhängender Protoplasmakörper. Nägeli machte bei Darlegung seiner Theorie des Idioplasmas die Annahme, dass überall im Pflanzenkörper die Zellen durch feine Stränge in Verbindung stehen. Während diese Meinungen lediglich der Speculation angehören, machten Bornet, Tangl, Strasburger, Gardiner, Hillhouse, Russow, Schmitz, Hicks und Terletzki[1]) directe Beobachtungen über die pflanzlichen Zellbrücken, und Terletzki, wie auch Russow kamen auf Grund ihrer Untersuchungen zu der Ueberzeugung, dass wenigstens im cambialen Zustande das Protoplasma sämmtlicher Zellen im Zusammenhang steht.

In Bezug auf thierische Objecte sprach sich schon Reichert[2]) für eine „Continuität" der Gebilde des gewöhnlichen Bindegewebes unter sich und auch mit anderen Geweben des Körpers aus. Während Reichert gerade beim Nervensystem Halt machte (pag. 102), wies Pflüger[3]) den directen Zusammenhang der Epithelien der Speicheldrüsen mit den Secretionsnerven nach und vertrat mit grosser Energie die Lehre, dass

1) Ich entnehme diese Angaben einem Aufsatz von Klebs: Ueber die neuern Forschungen betreffs der Protoplasmaverbindungen benachbarter Zellen. (Botanische Zeitung, 1884).

2) Reichert, Bemerkungen zur vergleichenden Naturforschung im Allgemeinen und vergleichende Beobachtungen über das Bindegewebe und die verwandten Gebilde. Dorpat, 1845.

3) Pflüger, Ueber die Nervenendigungen in den Speicheldrüsen. Centralblatt für die med. Wiss., 1865. Die Endigungen der Absonderungsnerven in den Speicheldrüsen. Bonn, 1866.

überhaupt zwischen Nervenfaser und ihrem Endapparat (Drüsen, Epithelien, Muskeln) Continuität bestehe.

Neuerdings hat Pflüger[1]) in einem geistvollen Vortrage diesen Gegenstand wieder berührt. Er macht darauf aufmerksam, dass die Zellbrücken im thierischen Körper oft als sehr lange und dünne Fäden (Nerven) auftreten. „Alles was wesentlich zum Nervensysteme gehört, wie gewisse Theile der Sinnesorgane, des Gehirns und Rückenmarks, der Muskeln, vielleicht aller Drüsen und elektrischen Organe bilden ein einziges System vieler Millionen Zellen, die durch Fäden mit einander zusammenhängen" (pag. 9). „Abgesehen von diesen ein isolirtes Dasein führenden Zellen (Blutkörperchen, Epidermisschüppchen) bleibt es beim thierischen Körper fraglich, ob die vielen Milliarden Zellen, welche ihn zusammensetzen, nicht doch nur aus ein oder höchstens zwei Systemen von Zellen bestehen, die alle unter einander stetig durch oft sehr feine und schwer nachweisbare Brücken zusammenhängen" (pag. 9). Pflüger hebt weiterhin hervor, dass eine grosse Zahl von Lebenserscheinungen, welche sich nicht bloss auf dem Gebiete des Nervensystems abspielen,

1) Pflüger, Die allgemeinen Lebenserscheinungen. Rectoratsrede. Bonn, 1889. Wie man sich in physiologischer Beziehung den Zusammenhang der Nervenelemente vorstellen kann, hat Pflüger schon früher erörtert: „Es hat also gar keine principielle Schwierigkeit sich zu denken, dass im lebenden Organismus die Polymerisirung in infinitum vorschreitet, so dass grosse schwere Massen entstehen, die — abgesehen von den in wässeriger Lösung befindlichen nicht organisirten nährenden Molekülen — faktisch nur ein einziges chemisches Eiweissmolekül enthalten. Vielleicht besteht das ganze Nervensystem mit allen wirksamen Theilen aus einem einzigen solchen chemischen Riesenmolekül." — Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen. Pflüger's Archiv, 10. Bd., pag. 251 ff. (pag. 307). Ueber den morphologischen Zusammenhang zwischen Nervenelementen und zugehörigen Drüsenzellen äusserte sich Pflüger neuerdings in folgender Weise: „Da . . . die verschiedenen Zellen des Alveolus vielleicht durch Commissuren zu einem einheitlichen Organ verbunden sind, wie ja auch die elektrische Platte, ein virtuelles Multiplum vieler Zellen, nur eine Nervenfaser bei Malacopterurus erhält, so kann eine Faser für einen ganzen Alveolus genügen, obschon sie scheinbar nur zu einer Speichelzelle geht." — Zusammenstellung der Ergebnisse und Erörterung der Prinzipien der Zeugung. Pflüger's Archiv, Bd. 32, pag. 542 ff. (pag. 555, Anmerkung).

sondern auch das Wachsthum betreffen, sich nur von diesem Gesichtspunkte aus begreifen lassen.

Vom Standpunkte des Mikroskopikers aus hat bekanntlich Heitzmann[1]) den Gedanken einer allgemeinen Verbindung der Zellen im Organismus am entschiedensten ausgesprochen. Er sagt z. B.: „Jedes Gewebe ist eine Zellencolonie“ (pag. 136). „Der Thierkörper als Ganzes ist ein Protoplasmaklumpen“ (pag. 136). „Dass alle Gewebs-Elemente des Thierkörpers überhaupt „Stachelzellen“, alle Kerne „Stachelkerne“ und alle Kernkörperchen „Stachelkernkörperchen“ sind, geht aus den Schilderungen ohnedies hervor“ (pag. 135). Diese weitgehende Verallgemeinerung wird von Flemming[2]) und Kölliker[3]) nach meiner Ansicht mit Recht bekämpft. Denn wenn ich auch überzeugt bin, dass Pflüger's physiologisches Postulat schliesslich durch die mikroskopische Untersuchung in irgend einer Weise Bestätigung finden wird, so hat doch Heitzmann für seine Behauptungen keine zureichenden Beweise geliefert. Und ferner ist es, wie meine Beobachtungen beweisen, durchaus nicht nöthig, dass die postulirte Verbindung immer die Form von „Stacheln“ besitzt, wie Heitzmann so stark betont. Die Natur hat mehr Mittel zur Erreichung ihrer Ziele, als wir ahnen können, und das wird sich auch wohl wieder in diesem Falle bewahrheiten. Denn, dass wir mit unseren heutigen Hülfsmitteln noch sehr viele Zellverbindungen finden werden, kann jetzt schon als sicher gelten. Ausser den schon bekannten Verbindungen erwähnt Kölliker[4]) solche von gewissen Muskelzellen der Insekten, vom Epithel der Graaf'schen Follikel des Barsches, von den Elementen niederer Thiere (Spongien), Heidenhain[5]) von den basalen Theilen der Epithelzellen des Dünndarms, Flemming, Retzius[6]) und Pa-

1) Heitzmann, Mikroskopische Morphologie des Thierkörpers im gesunden und kranken Zustande. Wien, 1883.

2) Flemming, a. a. O. pag. 14, 58 etc.

3) Kölliker, Handbuch der Gewebelehre. 1. Bd. Leipzig, 1889, pag. 8, 9.

4) Kölliker, a. a. O. pag. 9.

5) Heidenhain, Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut. Supplement zum 43. Bd. von Pflüger's Archiv.

6) Retzius, Die Intercellularbrücken des Eierstockeies und der Follikelzellen etc. Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft in Berlin, 1889. Jena 1889, pag. 10 ff.

ladino[1]) von den Follikelepithelien des Eies durch die Poren der Zona pellucida hindurch zur Substanz der Eizelle, Nuel und Cornil von den Endothelzellen der Cornea (Archives de biologie, 10. Bd., 1890) u. s. w.

Nach diesen Erörterungen ist es möglich, die oben aufgeworfene Frage, ob nicht auch den Zellbrücken eine bestimmte Function zukomme, dahin zu beantworten, dass dieselben je nach Umständen wahrscheinlich Bahnen für die Leitung von Reizen oder für die Ernährung sind.

So sind manche Botaniker (Gardiner, Russow)[2]) der Meinung, dass die Zellbrücken in den Polstern der Mimosa pudica, wo dieselben besonders entwickelt sind, den Ring des Stosses schnell fortpflanzen und dadurch das bekannte Phänomen des Zusammenklappens der Blätter vermitteln. Ich halte es ebenso für wahrscheinlich, dass die Zellbrücken der glatten Muskulatur im Raubthierdarm den Nervenreiz, der die ungeheuer starke Peristaltik auslöst, schneller und gleichmässiger weiterleiten, als es die nicht sehr zahlreichen Nervenfasern des Auerbach'schen Plexus vermögen; denn dass die Zahl dieser Fasern in keinem Verhältniss zur Menge der dicht an einander gelagerten Muskelfasern steht, lehren die mikroskopischen Präparate.

Andere Beobachtungen sprechen für eine Ernährung durch Vermittelung der Protoplasmabrücken. Mein College, Professor Dr. Russow, machte in einer der letzten Sitzungen der Dorpater Naturforschergesellschaft Mittheilungen über pflanzliche Zellbrücken, nach welchen er Protoplasmaströmungen in denselben beobachtet hat, die aus einer Zelle Material in eine andere weniger begünstigte schaffen. Klebs vermuthet, dass dieselben bei der merkwürdigen Wanderung des Oels bei keimenden Kürbissamen und bei der Wanderung der sogenannten transitorischen Stärke als directe Leitungsbahnen fungiren (pag. 448). Aehnliches findet wohl auch bei thierischen Objecten statt. Von den Zellbrücken zwischen dem Ei und dem Follikelepithel vermuthet

1) Paladino, I ponti intercellulare tra l'uovo ovarico e le cellule follicolari etc. Anat. Anzeiger, 5. Bd., pag. 254 ff. Paladino verweist hier auf frühere Mittheilungen von ihm über diesen Gegenstand (1887).

2) Klebs, a. a. O. pag. 448.

Paladino[1]), dass sie bei der Ernährung des Eies und der Bildung des Liquor folliculi eine Rolle spielen.

Man sieht, dass auf diesem interessanten Gebiet sowohl für die anatomische, als physiologische Forschung noch mancherlei Räthsel zu lösen sind.

Erklärung der Figuren auf Tafel III.

Alle Figuren wurden mit einem Zeichenapparat (nach Nachet) in der Höhe des Objecttisches gezeichnet.

Fig. 1. Aus dem Duodenum einer erwachsenen Katze, 2 Stunden nach der letzten Fütterung. Chromessigsäure, Borax-Carmin. Längsschnitt, 5 μ. Leitz, Objectiv 7, Oc. 1. l Längsmuskeln, r Ringmuskeln, A. Pl. Auerbach'scher Plexus, d dunklere, h hellere Muskelgruppen, zb Zellbrücken.

Fig. 2. Eine Partie aus demselben Schnitt bei starker Vergrösserung: Leitz, $^{1}/_{12}$ Immersion, Oc. 4. h helle, d dunkle Muskeln, zb Zellbrücken. In der Mitte ist ein Muskelfaserquerschnitt durch schlechte Fixirung aus dem Verbande gelöst, die Zellbrücken ragen frei hervor.

Fig. 3. Dünndarm einer erwachsenen Katze, 2 Stunden nach der letzten Fütterung. Chromessigsäure, Borax-Carmin. Leitz, Obj. 7, Oc. 1. l Längs-, r Ringmuskeln, G Gefäss, g Ganglienzelle.

Fig. 4. Aus demselben Schnitt bei $^{1}/_{12}$ Immersion, Oc. 4. Wie oben; c Capillare. Auch mit dieser sind die Muskelfasern durch Zellbrücken verbunden.

Fig. 5. Aus der Flexura sigmoidea eines Mannes; durch Operation gewonnen. Flemming's Mischung. Borax-Carmin. Leitz, $^{1}/_{12}$ Immersion, Oc. 3.

---

1) Paladino, a. a. O. pag. 255.

(Aus dem I. anatomischen Institut der Universität Berlin.)

Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Uterusmuskulatur.

von

Dr. J. Sobotta.

Hierzu Tafel IV.

Einleitung.

Die Frage nach der menschlichen Uterusmuskulatur, nach ihrer Zusammensetzung und Schichtung, ist eins der ältesten Probleme der Medicin. Die ersten Angaben über diesen Punkt indess sind sehr spärliche und sehr wechselnde, entsprechend den mangelhaften Untersuchungsmethoden. Vor allem aber beziehen sich diese Angaben nur auf den schwangern Uterus. Das gilt auch von einer ganzen Reihe von Untersuchungen, welche sich bis auf die neueste Zeit erstrecken. Hierhin gehört hauptsächlich W. Hunter's grosses Werk „Anatomia uteri humani gravidi", welches genaue Abbildungen der schwangern menschlichen Gebärmutter giebt. Die Arbeit stammt aus dem Jahre 1774. Hunter kennt schon einen nicht geringen Theil der später beschriebenen Muskelschichten des schwangern Uterus.

In ähnlicher Weise behandeln die übrigen Arbeiten die Uterusmuskulatur, vor allem die von Calza (10) und Pappenheim (67). Beide erwähnen die Gefässschicht des menschlichen Uterus als die auffallendste Erscheinung an seiner Muskulatur, aber auch die übrigen Schichten der schwangern Gebärmutter.

Alle diese Arbeiten übertrifft das epochemachende Werk Hélie's (29). Es entstand auf Grund jahrelanger genauester Untersuchungen über den Faserverlauf in der schwangern mensch-

lichen Gebärmutter und ist eigentlich bis auf den heutigen Tag in diesem Punkte maassgebend geblieben.

Indess selbst Hélie beschränkt sich auf den schwangern Uterus. Die Präparation und das Studium der Muskulatur des nichtschwangern Uterus blieb fast völlig unbekannt, bis es 1871 Kreitzer (48) unternahm, sich dieser vorher für unüberwindlich gehaltenen Aufgabe zu unterziehen. Ebenso wie Hélie's Untersuchungen über den schwangern Uterus, so sind Kreitzer's über den nichtschwangern fast in alle Hand- und Lehrbücher der Anatomie und Geburtshülfe, in die anatomischen Sammelwerke und Encyclopädien etc. übergegangen und bilden noch heute für die rein descriptive Seite dieser Frage den Hauptanhaltspunkt.

Kreitzer unterscheidet auf Grund makroskopischer Präparationen vier Schichten am nicht schwangern Uterus: eine subseröse (Stratum subserosum), eine supravasculäre (Str. supravasculare), eine Gefässschicht (Strat. vasculare) und eine submucöse Schicht (Str. submucosum). Die subseröse Schicht überzieht Corpus und Fundus uteri, entsprechend dem Peritonealüberzuge und direct unter diesem, mit Längsbündeln, welche auch schon im Lig. latum zur Seite des Uterus liegen.

Die supravasculäre Schicht ist hauptsächlich diejenige, welche sich auf die Adnexa des Uterus fortpflanzt, vor allem auf die Ligg. lata und uterosacra (Mm. retractores uteri), ausserdem auch auf die Tuben. Die Hauptrichtung dieser Schicht ist eine quere; nur über Corpus und Fundus uteri läuft ein medianer Längsmuskelstreif. In der Cervix ist diese Muskelschicht die oberflächlichste und regelmässiger angeordnet als im Corpus uteri. Die Richtung der Fasern ist hier eine vorwiegend longitudinale. Dieselben gehen von hier aus in die Scheidenwandungen über.

Den mittleren Längsstreif will Kreitzer als etwas vom Uterus eigentlich unabhängiges ansehen. Er führt ihn auf das Ende des Gubernaculum Hunteri zurück, welches sich an die Müller'schen Gänge inserirt und auf den obliterirten Theil der Allantois, welcher zwischen beiden Müller'schen Gängen lag. Bei ungenügender Rückbildung dieses Theils soll ein Uterus bicornis entstehen, an welchem dann der Längsstreif des Stratum supravasculare fehlt, dagegen ein starkes fibromusculäres Band von der Harnblase über die Commissur der Uterushörner zum Rectum läuft und mit den Uterushörnern verwachsen ist.

Die Muskelfasern, welche auf die Uterusadnexa übergehen, endigen nach Kreitzer frei im lockeren Bindegewebe und gehen nirgends zum Skelet. Auch hängen die stark entwickelten Muskelzüge der Ligg. uterosacra nicht mit der Muskulatur des Rectums zusammen, in dessen Nähe sie sich verlieren.

Die Gefässschicht ist bei weitem die stärkste. Sie besteht aus ausserordentlich complicirt verlaufenden dichten Muskelzügen, deren Richtung zum grossen Theil durch die Gefässe beeinflusst wird, indem Muskelfasern diese umkreisen. Die Muskulatur ist am Fundus, wo sie am wenigsten von Gefässen durchbrochen wird, ziemlich deutlich eine quere, die unmittelbar in die Ringfaserschicht der Tuben übergeht. Die quere Richtung ist am Corpus noch deutlich, wenn auch nicht so wie am Fundus. Deutlich dagegen wird sie am Orificium internum, wo ein vollständiger Muskelring gebildet wird und zwar wesentlich in dem oberflächlichen Theil der Gefässschicht. In der Cervix ist die Faserung wieder weit regelmässiger. Die ganze Schicht setzt sich in die Scheidenmuskulatur fort.

Die submucöse Schicht ist zwar viel schwächer als die Gefässschicht, indess stärker als die supravasculäre und subseröse Schicht. Die Richtung der Fasern ist am Corpus und Collum uteri longitudinal, am Orificium internum und an den Tubenmündungen circulär.

Den Ausgangspunkt der ganzen Uterusmuskulatur sucht Kreitzer in dem von der Gefässschicht gebildeten Ring am innern Muttermund. Wie schon oben gesagt, hat die auf's Sorgfältigste ausgeführte Arbeit Kreitzer's fast allen folgenden Darstellungen der Uterusmuskulatur zu Grunde gelegen. Die Lehrbücher der Anatomie und Geburtshülfe beschränken sich deswegen auch meist auf diese Darstellung. Nur W. Krause (47) giebt eine etwas abweichende Darstellung, welche uns hier besonders interessirt, weil sie auf den Zusammenhang der Muskulatur des Uterus mit der der Tuben näher eingeht.

Krause unterscheidet drei Schichten: 1) Stratum subserosum am Corpus und Fundus bis zum inneren Muttermund; 2) Strat. medium; dasselbe zerfällt in a) Strat. supravasculare, b) Strat. vasculare, c) Strat. infravasculare; 3) Strat. submucosum im Körper und bis in die Cervix.

Das Strat. supravasculare entspricht nach Krause der

äusseren longitudinalen Schicht, das vasculare und infravasculare der inneren circulären Schicht der Tube. Diese drei Strata sollen also die eigentliche Uterusmuskulatur darstellen. Bei Thieren mit langen Uterushörnern werden diese beiden Schichten der Eileiter in den Hörnern nur noch durch schräge Bündel verbunden.

Die Cervix hat nach Krause eine äussere longitudinale, mittlere circuläre und innere longitudinale Schicht.

Wir finden hier bei Krause das erste Mal eine Angabe, welche die Schichten des Uterus auf die Schichten der Tubenmuskulatur zurückführt und zugleich auf die Uteri der Thiere Bezug nimmt. Wir werden im Laufe unserer Untersuchungen sehen, dass, abgesehen von der Unmöglichkeit einer solchen Gliederung der Uterusmuskulatur, die Rückführung der künstlich getrennten Schichten auf Schichten der Tubenmuskulatur die Frage nach der genetischen Entwickelung dieser Schichten durchaus nicht lösen hilft.

Ungefähr zur selben Zeit erschien ein Aufsatz von Williams (96), betitelt: „The mucous membrane of the body of the uterus“, in dem der Verfasser auf Grund einer vergleichend-anatomischen Untersuchung eine ganz neue Auffassung für die menschliche Uterusmuskulatur entwickelt. Von der Betrachtung des Baues anderer mit Schleimhaut versehener Hohlräume, besonders der des Magens, ausgehend, stellt er die Bedingung des gleichen Baues für die Uteruswand. Er verlangt vor allem an letzterer eine Submucosa. Zu diesem Zweck untersucht er nicht den menschlichen Uterus, sondern den von Thieren und zwar Durchschnitte durch die Hörner des Reh- und Schafuterus. Er findet hier die innere circuläre Muskellage dieser Uteri fest mit der eigentlichen Schleimhaut verwachsen und Muskelzüge von ihr sich in diese erstreckend. Das veranlasst ihn, diese Muskulatur als eine Muscularis mucosae anzusehen. Diese Schicht ist von der äusseren wesentlich longitudinalen Muskelschicht getrennt durch eine bindegewebige Schicht, in welcher die hauptsächlichsten Gefässe des Uterus liegen.

Diese gefässhaltige Schicht ist nach Williams die Submucosa des Uterus, die äussere Muskelschicht die eigentliche Muscularis. Aus dieser Untersuchung zieht der Autor den kühnen Schluss, dass sich dieselben Verhältnisse auch bei der

menschlichen Uterusmuskulatur fänden, dass das Stratum vasculare, in dem die grossen Gefässe liefen, der angeblichen Submucosa des Schafuterus entspräche und somit eigentlich eine Submucosa uteri sei. Alles, was von Muskulatur innerhalb dieser Schicht läge, sei die Muscularis mucosae des menschlichen Uterus, alles, was ausserhalb läge, die eigentliche Muscularis.

Ganz von andern Gesichtspunkten ausgehend giebt um dieselbe Zeit G. v. Hoffmann (34) eine Darstellung der menschlichen Uterusmuskulatur mit Berücksichtigung der Entstehung ihrer Schichtung. Hoffmann geht auf entwicklungsgeschichtlichem Wege vor. Das Ende der Entwickelung des menschlichen Uterus sucht er nicht mit der Geburt, auch nicht mit der Pubertät, sondern in der Schwangerschaft. Er untersucht zunächst Uteri von Kindern aus den ersten Lebensjahren, an denen er den kurzen Körper und das lange Collum bemerkt. Eine Gefässschicht, wie sie für den erwachsenen Uterus so charakteristisch ist, existirt hier noch nicht, wie auch die Art. uterina noch sehr dünn und eng ist. Dann untersucht er auf Durchschnitten den jungfräulichen Uterus und den Uterus während der Schwangerschaft.

Auf Grund dieser Untersuchungen kommt v. Hoffmann zu dem Resultat, dass bei weitem die grösste Menge der Uterusmuskulatur aus einer Verschmelzung der Ringmuskulaturen der beiden Tuben entsteht. Die so entstandene Muskulatur wird in ihrer Regelmässigkeit durch zwei Umstände gestört: 1) durch das schräge Zusammentreffen beider Tuben, wodurch sich die schräge Richtung eines grossen Theils der Uterusmuskulatur erklärt, und 2) durch die Entwickelung der grossen Gefässe in der Uterusmuskulatur, welche wesentlich den Verlauf der Muskelfasern beeinflussen. Für das Zustandekommen der ersten Störung giebt v. Hoffmann ein eigenthümliches Schema, indem er drei verschiedene Art und Weisen annimmt, auf welche die beiden Ringmuskulaturen der Tuben in einander übergehen; nämlich die äussersten Fasern ohne Rücksicht auf die veränderte Richtung der Eileiter parallel, die mittleren Fasern in der Richtung der Tuben umbiegend, die innersten im halben rechten Winkel in die Axe des Uterus übergehend.

Hoffmann's Erörterungen sind die ersten, welche gegen-

über der strengen älteren Eintheilung der Uterusmuskulatur in verschiedene gesonderte Schichten, die sich doch nicht auch nur einigermaassen sondern lassen, die Uterusmuskulatur des Menschen als eine einheitliche Masse auffasst. Auch er leitet sie im wesentlichen von der Muskulatur der Tuben ab.

Diese selbe Auffassung der Uterusmuskulatur und zwar des schwangern Organs als etwas Ganzes und Zusammengehöriges, besonders in Bezug auf ihre physiologische Funktion, liegt der Arbeit von C. Ruge (78, 79) zu Grunde, welche wesentlich als die neueste Auffassung der schwangern Uterusmuskulatur in die Lehrbücher der Geburtshülfe übergegangen ist. Ruge nimmt für den schwangern Uterus Muskellamellen an, welche vom Peritoneum schräg zur Decidua laufen und durch quere Züge zu schiefen Muskelrhomben verbunden sind.

Die Hypothese Williams' gab noch einmal Veranlassung zu derselben Auffassung der menschlichen Uterusmuskulatur, welche in einer vergleichend-anatomischen Arbeit von Ellenberger (18) vertheidigt wird. Da ich bei meinen eigenen Untersuchungen auf diese Arbeit näher eingehen muss, will ich hier nur in Kürze die Resultate erwähnen, zu denen der Verfasser gekommen ist. Durch die Williams'sche Arbeit angeregt, untersucht derselbe auf mikroskopischem Wege eine ganze Reihe von Uteri der verschiedensten Säugethiere bis zum Affen. Den menschlichen Uterus selbst berücksichtigt er nicht. Er schliesst aus seinen Untersuchungen dasselbe wie Williams. Die innere Ringmuskulatur der thierischen Uteri ist die Muscularis mucosae, die äussere Längsmuskulatur die eigentliche Muscularis, die dazwischen liegende Schicht die Submucosa. Das verfolgt Ellenberger bis zum Affen und überträgt es dann ohne weiteres auf den Menschen.

Die nächste Arbeit, welche sich mit der Frage nach der menschlichen Uterusmuskulatur, ihrer Zusammensetzung und Entstehung beschäftigt, ist die Bayer's (5). Die Arbeit trägt mehr den geburtshülflichen als rein anatomischen Rücksichten Rechnung. Indess versucht auch Bayer, an v. Hoffmann's Untersuchungen anknüpfend, eine genetische Erklärung der menschlichen Uterusmuskulatur zu geben. Er thut das nun fast ohne Berücksichtigung der Entwickelungsgeschichte und ohne jede Berücksichtigung der vergleichenden Anatomie. Ich glaube, dass

hierin ein schwacher Punkt der Arbeit Bayer's liegt (d. h. des in Frage kommenden anatomischen Theils der Arbeit). Die Schlüsse, welche Bayer aus dem Studium des erwachsenen menschlichen Uterus macht, gewinnt er durch Zerlegung ganzer Uteri in Serienschnitte. Diese Schlüsse lassen sich in vielen Beziehungen nicht mit den Resultaten vereinigen, welche man durch das Studium der Entwickelungsgeschichte, vor allem aber der vergleichenden Anatomie der Uterusmuskulatur erhält.

Auch Bayer verwirft die genaue Trennung der Uterusmuskulatur in einzelne Schichten. Als Grundstock der Muskulatur sieht er ebenso wie Hoffmann die Tubenmuskulatur an, ohne jedoch die Schemata seiner Faserkreuzung zu acceptiren. Ausser dieser Muskelquelle aber nimmt Bayer eine Reihe anderer an, welche man wesentlich in den Uterusadnexis zu suchen haben soll.

Von der Tubenfaserung geht nach Bayer die innerste dünne longitudinale Lage in spiraliger Drehung der Faserzüge in die submucöse Muskelschicht des Uterus über. Die circuläre Tubenfaserung geht in die mittlere Hauptmasse der Uterusmuskulatur ein, die longitudinale äussere Schicht verbreitet sich wahrscheinlich auf der Oberfläche in derselben spiraligen Anordnung wie die submucöse Schicht.

Soweit leitet in sehr erklärlicher Weise Bayer ohne die schematische Darstellung v. Hoffmann's die Uterusmuskulatur von der Tubenfaserung ab. Ausser dieser aber sollen einen sehr bedeutenden Antheil der Uterusmuskulatur die Fasern liefern, welche von den Ligg. rotunda, ovarica und vor allem den Ligg. rectouterina auf den Uterus übergehen. Letzterer Muskulatur schreibt Bayer eigenthümlicher Weise eine fast ebenso grosse Rolle beim Aufbau der Uterusmuskulatur zu wie der Tubenfaserung. Dieses ganze Fasersystem, welches Bayer aus den Retractores uteri herleiten will, hat seinen Ausgangspunkt an der hinteren Corpus-Cervixgrenze, da, wo diese Muskeln an den Uterus herantreten; von hier aus sollen nun im wesentlichen excentrische Ringe um die Cervix und einen grossen Theil des Corpus uteri herumlaufen. Auf dieselbe Faserung führt Bayer einen grossen Theil des ganzen mittleren Flechtwerks des Uterus zurück, welches diese Fasern, durchkreuzt von den Zügen der Tubenfaserung, darstellen.

Die Ligg. rotunda und ovarica sollen dann den Rest der

Muskulatur liefern und zwar erstere an der vordern Corpuswand und im ganzen supravaginalen Theil der Cervix sich ausbreiten, letztere die Hauptmasse der hinteren Corpuswand und die Theile um die Tubenwinkel bilden.

Wiederum von anderm und zwar wesentlich vergleichend-anatomischem Standpunkt aus beschäftigt sich A. Pilliet (68) mit der Uterusmuskulatur. Ausser der bereits citirten Arbeit von Ellenberger (welche Pilliet nicht bekannt war) bieten diese Untersuchungen das Hauptmaterial für die vergleichende Anatomie der Uterusmuskulatur. Pilliet untersucht eine ganze Reihe thierischer Uteri bis zum Chimpansen und Menschen, allerdings mit fast vollständiger Uebergehung der wichtigsten Vermittlungsglieder, der Fledermäuse und der nicht anthropoiden Affen. Ausserdem untersucht er noch die Muskulatur an Uterusmyomen und am Uterus masculinus.

Auf die einzelnen Untersuchungen Pilliets werde ich bei meinen eigenen Beobachtungen zurückkommen. Ich möchte nur hier die hauptsächlichsten Schlüsse mittheilen, zu denen der Autor gelangt. Er schreibt jedem Müller'schen Kanal eine doppelte Muskulatur zu, welche dieselbe Richtung hat wie die Muskulatur des Darms. Eine Muscularis mucosae fehlt im Uterus. Alle Uteri, auch die von complicirtester Structur, entstehen nur durch Verschmelzung der beiden Schichten der Müller'schen Gänge. Die äussere Lage geht in die Ligg. lata über; die innere bildet durch Verschmelzung mit der äusseren bei den höheren Säugethieren mit einfachem Uterus eine geflechtartige Schicht, welche durch die Anwesenheit der Blutgefässe bedingt wird.

Die neuesten Angaben rühren von Veit (92) her. Veit hält besonders gegenüber allen früheren Arbeiten die Ansicht der Untrennbarkeit der Uterusmuskulatur in einzelne Schichten aufrecht. So wendet er sich auch gegen den Versuch v. Hoffmann's, die Uterusmuskulatur auf die verschiedenartige Ausstrahlung der Tubenfasern zurückzuführen, mit Worten, welche mir viel mehr noch der Ansicht Krause's gegenüber gerechtfertigt scheinen; er sagt: „Mir scheint es richtiger, zu betonen, dass die ursprüngliche Anlage, die Herkunft aus den Müller'schen Gängen, identisch sei und dass die Anlage der muskulösen Wand in dem verschmolzenen Organ — Uterus — sich ganz besonders stark

entwickelt habe, während die Ausbildung in den nicht vereinigten Abschnitten — Tuben — eine geringfügigere geblieben. Es ist danach nicht nothwendig, weil in den letzteren die Trennung in zwei (resp. drei) Schichten leicht möglich ist, dass dies auch am Uterus noch statt hat. Aus der Wand des Müller'schen Ganges hat sich die Uterusmuskulatur heraus entwickelt und dieselbe Abstammung hat auch die Tubenmuskulatur; dass ausserdem in dieser Entwickelung beider Organe gewisse Aehnlichkeiten liegen, ist nicht so wichtig wie die erstgenannte Thatsache."

Aehnlich wendet sich Veit gegen die Arbeit Bayer's. Er verwirft dessen eigenthümliche Ansicht, den grössten Theil der Uterusmuskulatur aus der Muskulatur seines Bandapparates abzuleiten mit vollem Recht. Wenn man in den Bändern dieselbe Richtung der Muskulatur wie im Uterus fände, in dessen Faserung diese Muskelzüge übergingen, so sei es immer viel wahrscheinlicher anzunehmen, dass diese Muskeln der Bänder aus dem Uterus und seiner Muskulatur stammten, als umgekehrt.

Veit selbst scheint mir andererseits auch in der einheitlichen Auffassung der Uterusmuskulatur etwas zu weit zu gehen. Wie wir im Laufe unserer Untersuchungen sehen werden, muss man allerdings bei weitem den grössten Theil der Uterusmuskulatur als eine einheitliche Schicht auffassen; daneben aber lassen sich einige allerdings verhältnissmässig viel schwächere Faserzüge isoliren, wenn auch nicht mechanisch, so doch vermöge ihrer besonderen Stellung. Veit stellt die Muskulatur des nicht schwangern Uterus nach demselben Princip dar, wie Ruge die des schwangern. Der ganze Uterus soll aus Lamellen bestehen, die vom Peritoneum entspringen und an der Schleimhaut inseriren. Diese Lamellen sollen am Peritoneum dicht aneinander liegen, gegen die Schleimhaut hin sich aber immer weiter von einander entfernen. Die dadurch entstehenden Zwischenräume werden nun nach Veit von Verbindungsfasern ausgefüllt, welche zwischen den Lamellen zum Theil schräg, zum Theil fast quer verlaufen. In den unteren Abschnitten des Uteruskörpers nehmen nur wenige Lamellen ihren Ursprung vom Peritoneum, während sich lockeres Bindegewebe zwischen sie einschiebt. Die Lamellen enden am Peritoneum in einer bald dichteren, bald dünneren Längsfaserung.

Methode der Untersuchung.

Ehe ich mich zu den Resultaten meiner eigenen Untersuchungen wende, möchte ich den Gang derselben und die angewandten Methoden kurz berühren. Dieselben wurden so angestellt, dass die vergleichende Anatomie von mir hauptsächlich berücksichtigt wurde. Ich ging dabei von der Uterusform aus, welche sich unter allen von mir untersuchten Thierspecies als die einfachste in Bezug auf ihre Muskulatur darstellte. Ellenberger hat sich an eine aus irgend welchen anderen Gründen aufgestellte Reihe der Säugethiere gehalten und ist in dieser Reihenfolge vorgegangen. Das halte ich nicht für geeignet. Dass natürlich der einfache Uterus des Affen in seiner ganzen Entwickelung und auch in seiner Muskulatur dem menschlichen Uterus näher stehen wird, als irgend ein Uterus bicornis, ist selbstverständlich. Warum aber der Uterus der Nager oder Carnivoren dem menschlichen und Affenuterus ähnlicher sein soll als der der Hufthiere, dafür ist a priori gar kein Grund vorhanden. So fing Ellenberger seine Untersuchungen mit einem verhältnissmässig complicirten Uterus an, um von diesem auf einfachere Formen und schliesslich auf die allercomplicirtesten überzugehen. Pilliet dagegen nimmt in seiner Darstellung fast dieselbe Reihenfolge, zu der auch ich gelangt bin. Nur geht er gegen das Ende seiner Untersuchungen etwas sehr sprungweise vorwärts und übergeht dadurch die wichtigsten Verbindungsglieder. Immerhin sind seine Resultate denjenigen, welche man bei Berücksichtigung auch dieser Glieder erhält, sehr ähnlich.

Ausser der vergleichend-anatomischen Untersuchung wurde aber noch eine entwickelungsgeschichtliche unternommen und zwar wesentlich am menschlichen Uterus. Wenn man bei dieser doppelten Untersuchungsweise dieselben, resp. vergleichbare Resultate erhält, so glaube ich, kann man daraus Schlüsse auf die Zusammensetzung des menschlichen Uterus ziehen, so complicirt dieselbe auch ist. Durch das Studium eines so complicirten Organs allein im erwachsenen Zustande ohne jede Berücksichtigung der vergleichenden Anatomie dagegen kann man wohl kaum zu sicheren Schlüssen gelangen. Deswegen muss auch der Versuch Bayer's als verfehlt bezeichnet werden, zumal da sich absolut kein Anhaltspunkt dafür finden lässt, die

Hälfte der Uterusmuskulatur aus der Muskulatur seiner Bänder abzuleiten, ganz abgesehen von der Unwahrscheinlichkeit einer solchen Auffassung.

Was die eigentlichen Methoden der Untersuchung betrifft, so wurden dieselben fast ausschliesslich auf mikroskopischem Wege angestellt. Dieselben waren, da es sich nicht um feinere Strukturverhältnisse, sondern wesentlich um Uebersichtsbilder handelte, ziemlich einfache. Die zu untersuchenden Uteri wurden fast sämmtlich in Müller'scher Flüssigkeit und Alkohol gehärtet, durch absoluten Alkohol wasserfrei gemacht und mit Celloidin oder Photoxylin durchtränkt. Dann wurden sie mit dem Mikrotom in mässig dünne Schnitte zerlegt. Die Einbettung in Paraffin wurde nur ganz ausnahmsweise bei ganz kleinen Stücken vorgenommen, da bekanntlich selbst mässig starke Massen glatter Muskulatur in Paraffin steinhart und fast unschneidbar werden. Die Färbung geschah fast ausnahmslos mit Böhmer'schem Hämatoxylin und Eosin. Letzteres nehmen die glatten Muskelfasern besonders leicht an und sind dann auch bei schwachen Vergrösserungen stets leicht zu erkennen. Palladiumchlorid erwies sich zum Behandeln ganzer Stücke als vollständig unbrauchbar. In den äusseren Abschnitten, in die das Reagens überhaupt nur eindringt, war alles gelb gefärbt, das Bindegewebe colossal gequollen und immer noch intensiver gelb als die Muskulatur in den mittleren oder gar inneren Schichten. Dagegen wurden Schnitte junger embryonaler Uteri mit sehr geringer Muskulatur vortheilhaft zur Darstellung der wenigen glatten Muskelfasern mit einer schwachen Palladiumchloridlösung nachträglich behandelt.

Vergleichend-anatomische Untersuchung.

Man kannte die zweihörnigen Uteri der Hausthiere, Hunde etc., viel früher als den menschlichen, welchen man lange ebenfalls für einen Uterus bicornis gehalten hat. Da Galen wahrscheinlich nur Affenanatomie getrieben hat, so wurde der menschliche Uterus in seiner eigentlichen Gestalt erst von Vesalius erkannt und von ihm zuerst beschrieben.

Indess wurden bis in die neueste Zeit die Muskulaturverhältnisse fast ganz vernachlässigt. Man legte wie natürlich sein

Hauptaugenmerk auf die mannigfachen Formverhältnisse des thierischen Uterus. Auf diese Angaben beschränken sich auch die Lehrbücher der vergleichenden Anatomie. Einige wenige Angaben macht Milne-Edwards (62). Eine Eintheilung der Uteri der Säugethiere giebt Rapp (70). Er unterscheidet: 1) eine einfache Gebärmutter mit einfachem Muttermund (Mensch, Affen), 2) eine einfache Gebärmutter mit doppeltem Muttermund (Faulthier, Ameisenfresser), 3) Gebärmutter mit 2 Hörnern (Maki, fleischfressende Thiere, Pachydermen, Delphine), 4) doppelte Gebärmutter; jedes Horn hat eine besondere Mündung in die Scheide (die meisten Nager, Beutelthiere, Orycteropus), 5) zwei gegen ihr inneres Ende erweiterte Röhren in einer Cloake (Monotremen).

Dieser Eintheilung folgen auch die meisten Lehrbücher der vergleichenden Anatomie. Die 5. Klasse Rapp's muss man als Uterus allerdings streichen. Die fruchthaltenden Abschnitte des Genitalkanals der Monotremen sind ebensowenig als Uteri zu bezeichnen wie die erweiterten Eileiter mancher viviparen Amphibien (Salamandra maculata) und Reptilien (Lacerta vivipara, Anguis fragilis, Pelias berus, Anakonda). Vom Uterus im Sinne des menschlichen und thierischen Uterus darf man erst sprechen, wenn eine Sonderung des Genitalschlauches in Tuben — einen eigentlich fruchthaltenden Abschnitt — den Uterus und in Scheide erfolgt ist. Dasselbe ist bei den Monotremen noch nicht der Fall, dagegen schon bei den Beutelthieren. Es bleiben dann, indem wir der von Wiedersheim (95) gegebenen Eintheilung folgen, folgende Formen übrig: 1) Uterus duplex, d. h. zwei getrennte Uteri laufen in eine mehr oder weniger gemeinsame Scheide aus (Beutelthiere), 2) Uterus bipartitus: zwei Uteri laufen eine Strecke weit vollständig getrennt, legen sich aber vor ihrer Einmündung in die Scheide aneinander, so aber, dass ihr Lumen nicht verschmilzt. Es besteht hier also auch ein doppelter Muttermund (ein Theil der Nager [Lepus, Sciurus], Orycteropus [Rapp 70], einige Cheiropteren [Robin 75]), 3) Uterus bicornis: zwei Uterushörner, die auf kürzere oder längere Strecke getrennt verlaufen, vereinigen sich, indem auch ihr Lumen einfach wird. Der Muttermund ist also hier ein einfacher (einige Nager [Mus, Cavia], ein Theil der Cheiropteren, alle übrigen Säuger bis auf unter Nr. 4), 4) Uterus simplex, ein Uterus mit vollständig einfachem Lumen und einfachem (Mensch, einige Chei-

ropteren, Affen) oder doppeltem Muttermund (einige Edentaten [Rapp 70, K. E. v. Baer 2]).

Diese verschiedenen Formen des Uterus gehen natürlich mannigfach in einander über. Es ist das besonders für den Uterus bicornis der Fall. Bei denjenigen Nagern z. B., welche bereits einen Uterus bicornis haben, liegt die Vereinigungsstelle der Lumina unmittelbar über dem einfachen Muttermund, so dass sich diese Uterusform nur äusserst wenig von dem Uterus bipartitus der übrigen Nager unterscheidet. Andererseits werden die Hörner bei den Rindern, Einhufern, Halbaffen und den meisten Fledermäusen sehr kurz, bei einigen, besonders den Einhufern, so, dass man ihren Uterus auch wohl als Uterus bifundalis unterschieden hat. Das Lumen bleibt jedoch auch bei diesem Uterus eine nicht unerhebliche Strecke weit getrennt und nur die äussere Vereinigung erstreckt sich fast über die ganze Länge des Uterus.

Ausserdem sieht man aus der vorstehenden Eintheilung, dass namentlich bei den Edentaten und Cheiropteren innerhalb derselben Ordnung eigenthümliche Verschiedenheiten in der Uterusform vorkommen. Diese Verschiedenheit ist mehr ein Curiosum, als dass sie besondere Bedeutung hätte, denn auch hier handelt es sich meist nur um eine mehr oder weniger erhebliche Ausbildung der mittleren Scheidewand, weniger um eine fundamentale Verschiedenheit des ganzen Uterus.

Die hier folgenden Untersuchungen über die Muskulatur der verschiedenen Uteri erstrecken sich nicht auf alle Ordnungen der Säugethiere: auf einige deswegen nicht, weil es mir nicht möglich war, Uteri derselben zu erhalten (Edentaten und Beutler), auf andere deshalb nicht, weil sie weder in ihrer Form noch in ihrer Muskulatur von solchen, die zur Besprechung kommen, abweichen. Es wurden untersucht: Rodentia a) mit Uterus bipartitus, b) mit Uterus bicornis, Carnivoren, Artiodactyla, Prosimiae, Chiroptera, Primates und der Mensch.

Wie schon gesagt, gehen die Untersuchungen von der einfachsten Uterusform dieser Reihe aus, und als solche stellt sich die der Nager dar. Der Uterus bipartitus des Kaninchens verhält sich in Bezug auf seine Muskulatur genau so wie der Uterus bicornis der Maus, wie überhaupt der Unterschied beider nur in der Duplicität des Muttermundes bei ersterem und der geringeren Länge der Hörner bei letzterem besteht. Der Bau dieses Uterus

muss meiner Ansicht nach im Vergleich zum Corpus uteri des Menschen zunächst im Horn studirt werden, nicht an der Vereinigungsstelle der Hörner. Das Horn des Mäuseuterus resp. die eine Hälfte des Kaninchenuterus sind also der Ausgangspunkt unserer Untersuchungen. Die Structur desselben ist eine sehr einfache. Zunächst dem meist etwas excentrisch gelegenen Lumen liegt unter dem cylindrischen Epithel eine ziemlich dicke, an Lymphzellen sehr reiche Schleimhaut mit mässig zahlreichen langen tubulösen Drüsen. Dieser sitzt dicht auf eine ziemlich starke Ringfaserschicht glatter Muskelfasern, welche einen compacten Ring um die Schleimhaut bilden. Einige aber nur wenige Fasern der Ringmuskelschicht gehen auch bis in die tieferen Schichten der Schleimhaut selbst. Auf die Ringmuskulatur folgt eine mindestens ebenso starke Lage lockeren Bindegewebes mit vielen grossen Gefässen. Dann schliesst sich eine meist sehr deutlich zu Bündeln angeordnete Längsmuskulatur an, welche namentlich bei Mäusen, die öfters trächtig waren, die Ringmuskulatur an Stärke übertrifft. Bei jungfräulichen, besonders aber bei jungen Thieren ist indess die Ringmuskulatur erheblich stärker. Die Längsbündel der longitudinalen Muskelschicht geben dem Uterus schon makroskopisch ein deutlich streifiges Aussehen, welches sich gegen den unteren Abschnitt des Uterus mehr und mehr verliert. Zwischen beiden Muskelschichten laufen mit den Gefässen sehr vereinzelte Muskelfasern von einer Schicht zur anderen.

Unmittelbar auf der Längsmuskulatur und untrennbar mit ihr verwachsen folgt das Peritoneum, welches vom Lig. latum her den Uterus überzieht. Beide Muskelschichten nun verhalten sich verschieden in Bezug auf ihren Uebergang in das Ligamentum latum. Die Schleimhaut und Ringmuskulatur liegen abgeschlossen für sich und nehmen keinen Theil an der Bildung des Ligamentum latum. Die Zwischenschicht dagegen geht ohne Grenze in das zwischen den Platten des Ligamentum latum gelegene Bindegewebe über und ebenso die zwischen den Platten des Mesometriums herantretenden Gefässe; kurz die bindegewebige Grundlage des Ligamentum latum und die intermuskuläre Zwischenschicht sind eins.

Die äussere longitudinale Muskelschicht ist, wie schon gesagt, durch dieses Bindegewebe des Ligamentum latum getrennt

von der inneren circulären Schicht und liegt unmittelbar unter der Serosa und zwar nicht nur im Umfange des Uterus, sondern in gleicher Stärke eine nicht geringe Strecke vom Uterus entfernt. Erst weit vom eigentlichen Uterus verliert sich die hier gleichfalls zu Längsbündeln angeordnete Muskulatur allmählich im Ligamentum latum, indem die Bündel immer schwächer werden. Diese Muskelschicht steht also in unmittelbarer Beziehung zum Peritoneum. In ihrer Richtung sowohl wie in ihrer Ausdehnung wird sie nicht durch den Uterus, sondern durch die Serosa bestimmt. Sie tritt schon als starke Muskelschicht an den Uterus heran und überzieht denselben zugleich mit der Serosa, letzterer unmittelbar anliegend.

Figur 1 zeigt den Durchschnitt des Uterushorns der Maus. Dasselbe hat in seiner ganzen Ausdehnung denselben oben geschilderten Bau.

Gegen die Tuben hin wird der Uterus des Kaninchens, der Maus etc. in seinem Kaliber nicht wesentlich schwächer und setzt sich scharf gegen die Tuben ab. Das ist allerdings bei Thieren, die noch nicht geworfen haben, nicht so sehr der Fall wie bei älteren. Es hängt das mit der schwächeren Entwicklung der Längsmuskulatur zusammen, welche, wie wir gleich sehen werden, auf die Tuben nicht mit übergeht.

Macht man einen Längsschnitt durch die Uterustubengrenze des Kaninchens, so sieht man die ebenfalls zu Bündeln angeordnete Ringmuskulatur in derselben Richtung zur Schleimhaut, wie man es auf dem Querschnitt erkennt, direkt in die Muskulatur der Tuben übergehen, indem die Bündel kleiner werden. Die Zwischenschicht entwickelt hier an der Uterustubengrenze oft Fettgewebe, wodurch die Längsmuskulatur abgehoben und mitsammt dem Peritoneum in Falten gelegt wird. Die Fasern der Längsmuskulatur werden gegen die Tube hin plötzlich schwächer, um sich schliesslich ganz zu verlieren. Ebenso findet man an der Tube der Maus in geringer Entfernung vom Uterus schon keine Längsmuskelfasern mehr. Die Ringmuskulatur selbst wird stellenweise bis auf wenige Zelllagen reducirt. Auch die Schleimhaut der Tuben besteht fast nur aus dem Epithel, das mit seiner Basalmembran von der Muskulatur nur durch einige Bindegewebsfasern feinster Art getrennt wird. Selbst die zahlreichen Falten der Tuben werden fast nur von einem doppelten

Epithel gebildet, deren Basalmembranen eine Capillare mit wenig mehr als ihrer eigenen Wand trennt.

Wenden wir uns nun vom oberen Ende des Uterus zu seinem unteren. Wie bekannt, findet bei all diesen Uterusformen (mit Ausnahme des der Beutelthiere), seien es Bicornes oder Bipartiti, eine äusserliche Vereinigung beider Hörner schon lange vor der Vereinigungsstelle beider Lumina statt. Die beiden Hörner liegen hier so nebeneinander, dass man von der Duplicität des Lumens an der Stelle auch bei den grössten Uteri (Kuh etc.) nichts sieht. Diese Strecke der rein äusseren Vereinigung ist meist weit länger als man gewöhnlich denkt. Es liegen hier beide Hörner nebeneinander: 2 Lumina, 2 Schleimhäute, 2 Ringmuskulaturen gänzlich von einander gesondert. Dagegen umgiebt die getrennten Ringmuskelschichten, welche sich in der Mittellinie gerade noch berühren, eine gemeinsame Bindegewebsschicht mit den Gefässen, welche jetzt von beiden Seiten her mit dem in der Mittellinie vereinigten Ligamentum latum herantreten. Ebenso wie das Peritoneum jetzt einen einfachen Ueberzug bildet, so auch die Längsmuskulatur. Beiderseits geht dieselbe jetzt nach links und rechts in das Ligamentum latum über, zeigt aber sonst genau dieselben Verhältnisse wie am freien Horn. Durch diesen gemeinsamen Ueberzug des Peritoneums und der subperitonealen Längsmuskulatur erhält der Uterus auch äusserlich das einfache Aussehen, während sein Lumen noch doppelt ist. So verhält sich die Längsmuskulatur nun auch, wenn das Lumen bei der Maus ein einfaches geworden ist. Die beiden Ringmuskulaturen, Schleimhäute und Lumina sind nun verschmolzen. Der Sporn, der beide Lumina trennt, enthält erst noch die sich vereinigenden Ringfaserschichten, schliesslich aber nur noch Schleimhaut. Geht man noch weiter abwärts gegen den Muttermund und die Scheide, so sieht man die Längsmuskulatur in demselben Maasse, wie das Peritoneum erst lockerer aufliegt und schliesslich den Genitaltractus ganz verlässt, ganz aufhören, indem sie allmählich schwächer wird. Die Ringmuskulatur bleibt bestehen und setzt sich direkt in die Scheidenmuskulatur fort, nur behält sie nicht ihr compactes Aussehen, sondern sie wird durch trennende Bindegewebszüge lamellenartig gespalten.

Beim Kaninchen, wo beide Uteri getrennt bleiben, ver-

einigen sich natürlich die Ringmuskulaturen erst in der Scheide. Letztere sendet einen kurzen Blindsack zwischen beide Muttermundsöffnungen; hier beginnt dann schon die Bildung der Scheidenmuskulatur, indem von beiden Ringmuskulaturen Faserbündel den Scheidenblindsack umgeben. Die Ringmuskulatur hat hier schon ihr lamellenartiges Aussehen, die Längsmuskulatur fehlt an der Stelle gänzlich.

Diese Anordnung der Muskulatur im Uterus der Nager ist das Schema für alle anderen von mir untersuchten Uteri, und in der richtigen Deutung dieser Verhältnisse liegt auch der Schlüssel zum Verständniss der Uterusmuskulatur der höheren Säugethiere, selbst der Affen und des Menschen. Diejenige Muskulatur, welche Tuben, Uterus und Scheide gleichmässig angehört, also dem Verlauf des ursprünglichen Müller'schen Kanals genau folgt und in seiner Wand sich entwickelt, die Ringmuskulatur der thierischen Uteri möchte ich als die eigentliche fundamentale Muskulatur des Uterus ansehen. Ganz abgesehen davon, dass sie allein sich auf Tuben und Scheide fortsetzt, ist sie auch wesentlich vom Uterus abhängig und mit seiner Schleimhaut eng verbunden. Sie folgt dem Verlauf derselben in allen Einzelheiten und verschmilzt z. B. bei der Vereinigung der Uterushörner erst, wenn auch die Schleimhaut und das Lumen einfach wird. Ferner ist sie vor allem diejenige Muskulatur, welche sich bei der Entwickelung zuerst anlegt und lange Zeit allein bestehen bleibt. Bei neugeborenen Kaninchen findet man nur diese Muskulatur, von der Längsmuskulatur noch keine Spur. Letztere ist zwar mitunter etwas stärker als die Ringmuskulatur, aber auch in ihrem ganzen Verhalten fast unabhängig vom Uterus. Auf die Tuben geht sie gar nicht, ebensowenig auf die Scheide über. Sie entsteht, fest mit dem Peritoneum verwachsen, schon eine ganze Strecke ausserhalb des Uterus im Ligamentum latum und ist von den übrigen Theilen des Uterus stets leicht und streng zu sondern. Wenn der Uterus mit seiner Schleimhaut schon getrennt ist, wird diese Muskulatur mit dem Peritoneum einfach; sie stellt dann einen einfachen peritonealen und muskulösen Ueberzug beider Uterushörner dar, kurz diese Muskelschicht ist in allen ihren Beziehungen eng an das Peritoneum geknüpft und stellt eine „Muscularis serosae" dar. Sie ist in ihrem Verhalten vom eigentlichen Uterus nur insofern abhängig, als sie

überhaupt als Uterusmuskulatur funktionirt und zwar bei den Nagern nicht minder als die innere Ringmuskulatur, denn sie wird während der Trächtigkeitsperiode noch stärker als diese.

Die gefässreiche Zwischenschicht, welche beide Muskelschichten trennt und welche sich in die Zwischenschicht der Ligg. lata fortsetzt resp. eins mit ihnen ist, kann nur als eine Subserosa aufgefasst werden. Wie man an vielen anderen Organen Serosa und Subserosa von der daruntergelegenen Muskularis abziehen kann, so auch hier am Uterus. Nur sind in der Serosa hier Muskelfasern entwickelt, welche natürlich mit abgezogen werden.

Williams verleiteten diese Verhältnisse am Uterus des Schafs und Rehes, welche keine wesentlich anderen sind, zur Annahme einer Submucosa. Obwohl er nur das Uterushorn untersuchte und in Folge dessen auch die eigenthümlichen Verhältnisse der subserösen Längsmuskulatur bei der Vereinigung der Hörner nicht kannte, so hätte ihn doch schon das Studium des Uterushorns allein, ja seine eigene Abbildung eines Bessern belehren müssen. Gerade die Analogie der Schichten mit dem Darmkanal, vorzugsweise dem Magen, die er sucht, hätte ihm zeigen müssen, wie verschieden eine Submucosa von jener gefässreichen Zwischenschicht ist, welche, wie wir sahen, eine Subserosa darstellt, wenn man durchaus Analogien mit andern membranösen Organen suchen will. Am Magen bildet die Submucosa einen continuirlichen Ring um die ganze Schleimhaut und folgt, wie schon ihr Name sagt, genau dem Verlauf derselben. Man versteht eben unter einer Submucosa eine Schicht lockeren Bindegewebes, welche die Schleimhaut von der darunter gelegenen Schicht trennt und sich in ihrem Verlauf und Verhalten ganz nach der Schleimhaut richtet. Die vermeintliche Submucosa des Uterus aber erstreckt sich zwischen die Platten der Serosa ganz wie die Subserosa am Magen und Darm. Mit der Schleimhaut hat sie gar keinen Zusammenhang.

Ellenberger hat denselben Irrthum begangen. Auch er untersucht nicht den Uterus in ganzer Ausdehnung, sondern einzelne Stellen, vornehmlich immer den vereinigten Theil zweihörniger Uteri, den Theil also, in dem bei der Mehrzahl der Thiere die Früchte nicht getragen werden, der also auch nicht dem menschlichen Uteruskörper entspricht. Ellenberger sucht

Williams und seine Hypothese dadurch zu unterstützen, dass er die Submucosa als etwas Nothwendiges zu jeder Schleimhaut fordert. Das ist an und für sich schon eine unbillige Forderung. Der Begriff der Submucosa verknüpft sich fast ausschliesslich mit den Verhältnissen des Darmkanals, und nur weil man die ausgebildeten Verhältnisse dieses Tractus als Muster eines röhrenförmigen Organs anzusehen gewohnt ist, verknüpft man mit dem Begriff der Mucosa auch den der Submucosa. Die Submucosa im Darmkanal aber hat ihre ganz besonderen Zwecke. Sie schützt die Schleimhaut mit ihren Drüseneinrichtungen bei den stetigen Contractionen des Darms vor Compression. Und da, wo die Schleimhaut mit der Muskulatur mitbewegt werden soll, z. B. an der Zunge, dem Gaumen und Pharynx, da fehlt auch im Darmkanal die eigentliche Submucosa, da tritt festes straffes Bindegewebe an die Stelle des lockeren.

Andere Schleimhäute, z. B. die der Nasenhöhle, besitzen überhaupt gar keine Andeutung einer Submucosa. Warum soll nun die Uterusschleimhaut eine Submucosa haben? Soll denn hier die Schleimhaut vor den Contractionen der Muskulatur geschützt werden oder soll nicht vielmehr der Uterus bei seinen Contractionen, d. h. bei der Geburt, die Schleimhaut oder wenigstens ihre Umbildungsprodukte und Reste geradezu comprimiren und direkt auf sie wirken. Ich sehe also nicht nur keine Nothwendigkeit für das Vorhandensein einer Submucosa im Uterus ein, sondern vermisse sie gern, noch dazu, da die vermeintliche Submucosa des Uterus keine Analogie mit der des Darms besitzt.

Der Hauptgrund, welcher Williams und Ellenberger zur Annahme einer Submucosa und Muscularis mucosae bewogen hat, ist der enge Zusammenhang der inneren Ringmuskelschicht mit der Mucosa des Uterus. Williams hat sich zwar mit der Untersuchung von Uteris begnügt, bei denen diese Muskulatur, welche beide Autoren als Muscularis mucosae ansehen, verhältnissmässig dünn ist, wenigstens kaum dicker als die Längsmuskulatur, für eine Muscularis mucosae aber immerhin enorm stark. Ellenberger dagegen führt seine Untersuchungen bis zum Affen fort, wo dann die Muscularis mucosae mindestens 5 mal so stark sein würde als die eigentliche Uterusmuskulatur.

Ein zweiter Grund, der Ellenberger veranlasst, jene binde-

gewebige Zwischenschicht zwischen beiden Lagen der Uterusmuskulatur der Thiere für eine Submucosa anzusehen, ist der, dass diese Schicht vorzugsweise die grossen Gefässe des Uterus enthält, wie die Submucosa des Magens und Darms. Letztere führt allerdings Gefässe in reichlicher Anzahl, aber nicht die grossen Stämme. Das Gefässnetz der Submucosa des Darms versorgt ganz wesentlich nur die eigentliche Schleimhaut, nicht die Muskulatur. Beim Uterus der Maus und ebenso auch der übrigen Thierklassen aber versorgen die grossen Gefässe der fraglichen Schicht sowohl alles, was innerhalb der Schicht ist, also Schleimhaut und Ringmuskulatur, als auch die ausserhalb gelegene Längsmuskulatur. Wie beim Darm treten die Gefässe zwischen den Platten des Mesenteriums an das Eingeweide heran. Beim Darm nun liegen die grössten Gefässe natürlich zunächst in der Subserosa, denn mit dieser kommen sie aus den Platten des Bauchfells hervor. Ganz ebenso ist es am Uterus. Auch hier liegen sie in der Schicht, die, wie wir schon sahen, eigentlich eine Subserosa repräsentirt. Nie trifft man am Uterus auch nur kleine Gefässe zwischen Serosa und Längsmuskulatur. Dieses Verhalten der Gefässe spricht auch schon für den engen Zusammenhang der Uteruslängsmuskulatur mit der Serosa selbst.

Es besteht also auch keine Analogie der Muskelschichten des thierischen Uterus und der des Darms, wie das auf den ersten Blick scheinen möchte und oft behauptet worden ist. Am Darm bilden beide Muskelschichten, eng miteinander verbunden und nur durch ein dünnes Fascienblatt getrennt, einen continuirlichen Ring um die Schleimhaut. Das ganze überzieht dann die Serosa deutlich durch lockeres Bindegewebe (Subserosa), von der Muscularis getrennt. Die Längsmuskulatur des Darms gehört also diesem selbst ebenso an wie die Ringmuskulatur und wird auch von aussen her von Gefässen versorgt.

Ellenberger hat sehr wohl den engen Zusammenhang der Längsmuskulatur des Uterus mit dem Peritoneum selbst erkannt und giebt ihr sogar den Namen einer Muscularis serosae. Um so weniger lag also Veranlassung vor, die Williams'sche Meinung zu stützen. Auch Körner (45) nennt bei Gelegenheit der Untersuchungen über die Uterusnerven beim Kalb und Kaninchen diese Muskulatur „Muskulatur des Mesometriums“.

Krause will beide Muskelschichten des thierischen Uterus

von Muskelschichten der Tube ableiten und beim menschlichen Uterus auf die Längsmuskulatur sein Stratum supravasculare und auf die Ringmuskulatur sein Stratum vasculare und infravasculare zurückführen. Dagegen ist zunächst einzuwenden, dass eine ganze Reihe von Thieren keine Längsmuskulatur an den Tuben besitzt und unmöglich diese nicht vorhandene Muskulatur der Tube die Grundlage einer mächtigen Uterusmuskelschicht abgeben kann.

Pilliet konstatirt den einfachen Befund des Nageruterus, ohne weitere Schlüsse auf die Abstammung der Muskelschichten zu ziehen. Er sieht beide Muskelschichten als zum Uterus selbst gehörig und in ihm entstanden an. Eine Muscularis mucosae oder Submucosa erkennt er in keinem Theil der Uterusmuskulatur.

Nachdem wir so die Verhältnisse des Nageruterus kennen gelernt haben, sehen wir uns bei einer Reihe anderer Säugethiere um, ob wir hier dieselben Verhältnisse wieder finden.

Wenn wir uns zunächst zu den Carnivoren wenden, so haben wir hier ganz ähnliche Zustände. Als Beobachtungsobjekt möge der Uterus der Katze dienen. Derselbe ähnelt in seinem Aeussern dem der Maus. Auch er hat lange aber gerade Hörner, die sich erst äusserlich, dann auf eine ungefähr Centimeter lange Strecke auch mit ihrem Lumen vereinigen. Die Tuben setzen sich sehr scharf vom Uterus ab und zwar so, dass vom Ende des Uterushorns aus eine straffe Falte durch das Ligamentum latum gegen die Beckenwand zieht. Dieselbe wird von der äusseren Längsmuskulatur gebildet, welche hier sich auf das Ligament, nicht aber auf die Tuben fortsetzt. Dadurch entsteht dieser schroffe Absatz zwischen Uterushorn und Tube.

Studiren wir nun die Verhältnisse der Muskulatur. Wir finden um die Schleimhaut herum wieder eine starke compacte Ringmuskelschicht derselben fest anliegend. Darauf folgt die verbindende Zwischenschicht und die meist etwas schwächere Längsmuskulatur mit der Serosa. In der subserösen Schicht liegen beim Katzenuterus zahlreiche und mächtige Gefässe mit starken Muskelwandungen, weit ausgebildeter als bei den Nagern. Zwischen den Gefässen hindurch gehen zahlreiche kleine Muskelzüge, welche ganz bedeutend stärker sind als am Nageruterus. Insbesondere liegt constant ein longitudinaler Muskelzug an der Stelle, wo das Ligamentum latum mit seiner Muskulatur herantritt. Dieser Zug, von grossen Gefässen durchsetzt, ver-

bindet mit lockeren Bündeln Ring- und Längsmuskulatur. Letztere ist nicht erheblich schwächer als die Ringmuskulatur, aber weniger deutlich zu Bündeln angeordnet als bei der Maus. Die Bündel sind gröber und daher spärlicher, geben aber dem Uterus immerhin noch das charakteristische längsstreifige Aussehen. Diese Muskulatur steht auch hier im innigsten Zusammenhang mit der Serosa und beginnt wieder eine erhebliche Strecke vom Uterus entfernt im Ligamentum latum. Anfangs liegen die Schichten beider Peritonealblätter dicht aneinander, nur durch wenig Bindegewebe getrennt; je weiter dem Uterus zu, desto mehr weichen sie auseinander, um einen grossen Gefässcomplex in sich einzuschliessen.

Wir sehen also auch hier im Allgemeinen wieder dieselben Verhältnisse wie wir sie bei den Nagern fanden. Nur sind die Gefässe viel mächtiger entwickelt und werden von besonderen Muskelzügen umgeben, welche vorzugsweise Längsrichtung haben und eine Art von Verbindung zwischen beiden Muskellagen darstellen. Dieses Verhältniss hat zum Vergleich der subserösen Gefässschicht des thierischen Uterus mit dem Stratum vasculare des menschlichen Veranlassung gegeben, und namentlich Pilliet will so die Zusammensetzung des menschlichen Uterus erklären. Auch nach Williams und Ellenberger entsteht auf diese Weise das Stratum vasculare. Die Verhältnisse des Katzenuterus allein mögen zu einer solchen Annahme allerdings sehr verlocken; die weitere Untersuchung aber, insbesondere der Affenuteri, widerlegt diese Auffassung, namentlich in der Weise, wie die beiden letzteren Autoren sie annehmen, vollständig.

Die Längsmuskulatur zeigt am Katzenuterus dasselbe Verhältniss wie bei der Maus. Sie wird nach Aneinanderlagerung der Hörner einfach und umfasst nun jederseits die grossen Gefässbündel. Ebenso verhält sie sich natürlich, wenn das Lumen einfach geworden ist. Die Gefässe sind hier ganz besonders stark. Fig. 2—4 zeigen Durchschnitte durch das Horn, den unvereinigten und vereinigten Theil des Katzenuterus.

Ellenberger untersucht zuerst den Kalbs- und Pferdeuterus und geht von diesen erst auf die einfacheren Formen mit den langen Hörnern über. Bei ersteren nun untersucht er den vereinigten Theil, welcher hier allerdings einen erheblichen und wohl auch wesentlichen Abschnitt darstellt. In Folge dessen

untersucht er nun auch bei Nagern, Insectivoren, beim Schwein und den Raubthieren den vereinigten Theil als den Haupttheil, obwohl derselbe hier keineswegs der eigentlich fruchthaltende, sondern nur ein ausführender Abschnitt des Uterus ist. Letzteres ist zwar für das Resultat der Untersuchungen gleichgültig, indess kommt Ellenberger durch diese Reihenfolge erst am Schlusse seiner Untersuchungen auf die merkwürdige Thatsache, dass am Uterus des Hundes eine Strecke weit beide Schleimhauttractus in dasselbe äussere Muskelrohr gehüllt sind, was aber auch schon beim Kalb und allen anderen von ihm untersuchten Thieren der Fall ist. Er verkennt nicht das Auffällige, dass hier zwei getrennte Musculares mucosae und eine gemeinsame eigentliche Muscularis existiren sollten.

Wenden wir uns vom Uterus der Raubthiere zu dem der Hufthiere. Diejenige Form, welche sich ihrer äusseren Gestalt nach am nächsten an die Uteri der Raubthiere und Nager anschliesst, ist der Uterus des Schweines. Derselbe stellt ein starkes muskulöses Organ mit langen gewundenen Hörnern dar. Die Hörner laufen, wie wir es schon bei den vorher besprochenen Formen gesehen hatten, zusammen, indem sie anfangs von der gemeinsamen Längsmuskulatur umhüllt werden, später aber auch die Ringmuskelschicht und das Lumen verschmilzt. Die Ringmuskulatur ist auch hier schon etwas stärker als die Längsmuskulatur. Beide stellen sehr dichte und compacte Schichten dar und lassen keine scharfe Trennung in einzelne Bündel erkennen. Die gefässführende Zwischenschicht ist hier merkwürdig schwach entwickelt und fast nur neben der Ansatzstelle des Ligamentum latum deutlich. An den anderen Stellen, namentlich gegenüber dem Ansatz des Ligaments, liegen beide Muskelschichten dicht aneinander, wenn auch immerhin noch scharf gesondert, namentlich in Bezug auf ihre Richtung. Die Längsmuskulatur geht continuirlich in die Muskulatur des Ligamentum latum über, welches in der Nähe des Uterus so stark muskulös ist, dass fast die ganze Masse des dicken Bandes aus Muskulatur besteht.

Die Tube des Schweines ist ebenfalls im Gegensatz zu den Nagern und Carnivoren auffallend stark muskulös. In der Nähe des Uterus zeigt sie noch dieselbe Structur wie dieser, d. h. auch noch eine allerdings sehr schwache subperitoneale Längsmusku-

latur neben einer viel stärkeren, der Schleimhaut dicht aufliegenden Ringmuskelschicht. Weiter vom Uterus entfernt, besonders an der eigentlichen Ampulle, ist nur noch die letztere übrig. Sonst sind die Verhältnisse des Schweineuterus von denen der vorher besprochenen Uteri nicht verschieden.

Mit dem Schweineuterus verlassen wir die Uteri mit langen Hörnern, welche mehrere, meist eine ganze Reihe von Früchten aufzunehmen bestimmt sind und deswegen auch, wie wir später sehen werden, etwas Gemeinsames in der Anordnung ihrer Muskulatur haben. Wir wenden uns nun zu Uteri von Thieren, welche in der Regel nur 1 oder 2 Früchte beherbergen und deswegen auch wesentlich kürzere Hörner haben. Als Ausgangspunkt diene hier der Uterus des Schafes und Kalbes, welche fast genau dieselben Verhältnisse darbieten und deswegen hier zusammen abgehandelt werden sollen.

Im allgemeinen finden wir auch hier die Verhältnisse, die wir bereits bei den voraufgehenden Species gesehen haben. Beide Hörner vereinigen sich nach verhältnissmässig kurzem Verlauf wieder unter eine gemeinsame äussere Muskelschicht, während die Lumina noch eine Strecke weit getrennt bleiben, um endlich ebenfalls einfach zu werden. Eigenthümlich ist der Abgang der Tube vom Uterus. Dieselbe verlässt das Uterushorn ungefähr in der Hälfte seiner Länge, nicht an seiner Spitze, und zwar an der äusseren Seite. Macht man oberhalb dieser Abgangsstelle einen Querschnitt durch das Uterushorn, so sieht man hier zwei Lumina mit zwei Schleimhäuten und zwei unabhängigen Ringmuskelschichten, ein weites, das des Uterus, und ein enges, das der Tube. Beide aber werden von der Serosa und der ihr anhaftenden Muskulatur gemeinschaftlich umschlossen, so dass dieser Abschnitt äusserlich wie ein einziger Kanal erscheint. Die Tube geht nämlich, wie man sich durch einen Längsschnitt des oberen Endes des Uterushorns (Fig. 5) überzeugen kann, allmählich aus dem Uterushorn hervor und zwar so, dass letzteres an seinem Ende umbiegt und nun als Tube neben dem eigentlichen Uterushorn eine Strecke weit vorläuft. Dann erst tritt die Tube seitlich vom Uterushorn hervor und scheint hier aus demselben zu entspringen.

Was nun die Verhältnisse der Muskulatur am Schafuterus betrifft, so findet man unter der ziemlich dicken Schleimhaut

eine ihr anliegende ziemlich starke und compacte Ringmuskulatur. An dieselbe grenzt nach der Peripherie zu eine Schicht, welche reichlich glatte Muskelfaserzüge und Gefässe enthält. Es ist das die bereits bekannte subseröse Zwischenschicht, welche noch deutlich als solche zu erkennen ist, obwohl ihre Muskelzüge besonders stark entwickelt sind und sehr verschiedene Richtungen zeigen. Nahe der Ringmuskulatur ist dieselbe überwiegend longitudinal, nahe der äusseren subserösen Muskelschicht oft rein circulär. Dazwischen liegen Gefässe, welche wieder durch schiefe oder quere Bündel getrennt werden. Dann folgt unter der auffallend dicken Serosa die bekannte longitudinale Muskelschicht, welche in der oft erwähnten Weise auch hier auf die Ligg. lata übergeht. Die beiden Hauptmuskelschichten, die Ring- und Längsmuskulatur, sind an der dem Ansatz der Serosa entgegengesetzten Seite innig miteinander verbunden, indem hier weniger Gefässe liegen und ebenso die diese umgebenden Muskelfasern der Zwischenschicht fehlen. Die subperitoneale Muskelschicht ist am Uterus des Schafes und Kalbes noch wohl entwickelt und mit den übrigen Schichten doch nicht so fest verbunden, dass sie sich nicht mit der Serosa leicht abziehen liesse. Ihre Richtung ist durchaus longitudinal. Ellenberger rechnet zwar die nicht constanten queren Fasern der Zwischenschicht, welche der Längsmuskulatur meist aber doch nicht im ganzen Umfange des Uterus anliegen, mit zu dieser Muskulatur und unterscheidet an ihr nun zwei Schichten. Da Ellenberger nun den Kalbsuterus als Ausgangspunkt seiner Untersuchungen nimmt, so vermeint er auch an anderen Uteris, z. B. denen der Nager und Carnivoren, nach innen von ihrer Längsmuskulatur eine allerdings sehr schwache Ringmuskulatur annehmen zu sollen. Auf Ellenberger's Figuren tritt jedoch eine solche Anordnung nicht recht hervor. In Wirklichkeit ist auch bei der Maus z. B. die Faserung in der subperitonealen Schicht ausschliesslich eine longitudinale. Wäre Ellenberger von diesem Uterus ausgegangen, so hätte er eine Ringfaserschicht an dieser Stelle nicht gesucht.

Die Zugehörigkeit der subserösen Längsmuskulatur zur Serosa kennzeichnet am Kalbs- und Schafsuterus ganz besonders auch das Verhalten am obern Ende des Uterushorns. Hier liegt, wie wir schon gesehen hatten, Uterus und Tube neben einander

mit getrennten Schleimhäuten und Ringmuskelschichten. Die letzteren werden von den queren Fasern der gefässführenden Zwischenschicht verbunden und von einer gemeinschaftlichen Längsmuskulatur mit der Serosa umgeben. Es liegt hier dasselbe Verhältniss vor wie an der Stelle der aneinandergelagerten, aber noch nicht vereinigten Uterushörner der vorher besprochenen Uteri sowohl, als auch des Kalbs- und Schafsuterus. Nur tritt das Ligamentum latum hier nicht von beiden Seiten heran, sondern überzieht mit seiner Muskulatur in einer gemeinsamen Schlinge Uterus und Tube. Es scheint mir gerade dieser Umstand einer der Hauptbeweise für die Unabhängigkeit dieser Muskulatur vom Uterus zu sein und für ihre enge Zugehörigkeit zur Serosa.

Die übrigen Verhältnisse des Schafuterus unterscheiden sich nicht wesentlich von denen des Raubthieruterus. Die unvereinigten aber genäherten Hörner erhalten eine gemeinschaftliche Längsmuskulatur, die zur Seite des Uterus im Ligamentum latum schwächer ist als am Uterus selbst. Dann vereinigen sich die Ringmuskelschichten allmählich. Besonders entwickelt sind hier auch die Muskelzüge der Zwischenschicht, welche hier besonders an der Grenze zwischen Ring- und Längsmuskulatur vollständige muskulöse Scheiden um die mächtigen Gefässe bilden.

Die Serosa reicht auf der vorderen Fläche des Schafuterus nicht bis gegen den Muttermund herab. Schon vorher liegt sie und mit ihr die auf dieser Seite schwächer gewordene Längsmuskulatur dem Uterus nur locker an, um sich schliesslich ganz auf die Blase hinüberzuschlagen. Der Uterus hat also hier in seinem alleruntersten Abschnitt nur auf einer Seite Serosa und subseröse Längsmuskulatur.

Die Tube hat da, wo sie neben dem Uterushorn liegt, mit diesem gemeinsam eine äussere Längsmuskulatur. Wenn sie den Uterus verlassen hat, besonders aber an ihren stark gewundenen Abschnitten, besitzt sie nur eine Ringmuskulatur und auch keine Andeutung von longitudinalen Fasern. Auch hier ist die Serosa auffallend dick, und unter ihr, also in die Subserosa, laufen die Gefässe ohne besondere Muskelzüge, die sie einschliessen.

Pilliet untersucht diese Verhältnisse am Antilopenuterus. Er legt besonderes Gewicht darauf, dass hier zum ersten Male im Laufe seiner Untersuchungen longitudinale Fasern auftreten, welche die circulären umgeben und umgekehrt. Dieses Verhalten soll

sich überall da finden, wo grössere Mengen glatter Muskulatur zusammentreffen. Vom Uterus der Antilope geht nun Pilliet nur durch Vermittlung eines jungen Chimpansenuterus auf den Menschen über. Seine ganze Untersuchung erscheint hier überhaupt sehr übereilt. Er constatirt merkwürdigerweise an dem Chimpansenuterus dieselben Verhältnisse wie an einigen anderen Affenuteris. Ja, dieselben Muskelschichten findet er sogar beim Menschen in ungefähr demselben Verhältniss wie beim Kalb, nur mit mächtigerer Entwickelung der Zwischenschicht und ihrer Muskulatur, in der er das Stratum vasculare des menschlichen Uterus wiedererkennt. Die Arbeit Pilliet's enthält leider keine Abbildungen, welche diese meinen Ergebnissen nach ganz unzutreffenden Resultate widerlegen müssten.

Bevor ich mich zu den einfachen Uterusformen des Menschen und der Affen wende, möchte ich noch auf den Uterus zweier Säugethierordnungen kurz eingehen, nicht weil dieselben wesentlich andere und besondere Verhältnisse böten, sondern mehr der Vollständigkeit der Reihe halber, auf den Uterus der Halbaffen und Fledermäuse. Von ersteren wurde der Uterus des Lemur rubrifrons zur Untersuchung verwandt. Derselbe ist ein Uterus bicornis mit kurzen Hörnern. Was seine Muskulatur betrifft, so ist die innere Ringmuskulatur mehrmals stärker als die Längsmuskulatur. Beide sind durch eine ganz geringe Lage von Bindegewebe und Gefässen getrennt, stellenweise aber ganz eng verbunden. Die Tube enthält nur ringförmig angeordnete Muskelfasern.

Was die Uteri der Fledermäuse betrifft, so sind die Verhältnisse derselben, wie bereits erwähnt wurde, sehr wechselnde, so dass fast alle Uterusformen, selbst schon der Uterus simplex, bei einer oder der andern Species sich findet. Eine genaue Angabe über die Vertheilung der Formen auf die verschiedenen Gattungen und Species giebt die monographische Arbeit von Robin (75). Ich konnte für meine Untersuchungen nur einen Pteropusuterus bekommen, welcher ein gewöhnlicher Uterus bicornis ist. Auch er zeigt im Grossen und Ganzen die gewöhnlichen Verhältnisse. Die Ringmuskulatur überwiegt bedeutend und ist mit der Längsmuskulatur fest verbunden. Eine Zwischenschicht fehlt. Andeutungen finden sich nur noch an der Ansatzstelle des Peritoneums und ab und zu in einigen Gefässen, die aber auch ihrerseits nicht mehr so

typisch zwischen beiden Muskelschichten liegen, sondern meist schon in den peripherischen Theilen der Ringmuskulatur selbst. Eigenthümlich war an dem untersuchten Uterus das Vorhandensein pigmentirter Bindegewebszellen in der Schleimhaut der Uterushörner, besonders aber der Tuben, und im Ovarium, so dass letztere schon äusserlich ganz dunkelgraubraun aussahen. Die Tuben zeigten unter der Schleimhaut eine dünne Ringmuskelschicht.

Wir kommen nun zum Uterus der Affen. Bei Untersuchung desselben zeigt sich ein bedeutender Unterschied zwischen den nicht anthropoïden und anthropoïden Affen. Was die erstere Abtheilung betrifft, so wurden ein Macacus und mehrere Cercopitheeusuteri verschiedener Species untersucht, welche so gut wie dieselben Verhältnisse boten. Der Uterus dieser Affen ist ein ausgesprochener Uterus simplex seiner ganzen Gestalt nach. In seiner Form weicht er vom menschlichen Uterus dadurch ab, dass er mehr keulenförmig, nicht birnförmig ist, dass das Corpus nicht abgeplattet, sondern auf dem Querschnitt fast kreisrund ist. Auch zeigt er keine Anteversio, vor allem aber keine Anteflexio. Ein sehr dickes, mächtiges Corpus wird von einem kaum halb so starken Collum getragen, welches sich wieder nicht unerheblich zur Portio vaginalis verdickt. Letztere ragt als ein dicker Wulst in die äusserst starkwandige Scheide hinein. Auch ein ausgeprägter Fundus ist dem Affenuterus eigen, indem die Uteruswand zwischen beiden Abgangsstellen der Tuben weit vorspringt. Dieser Theil, den man äusserlich nur als Fundus bezeichnen kann, ist der einzige Abschnitt des Affenuterus, der noch ein Septum besitzt. Man trifft hier auf dem Querschnitt zwei Lumina, welche continuirlich in die Tubenlumina übergehen.

Die Tuben sind auffallend kurz, aber ziemlich weit und stark. Die Ovarien sitzen in Folge dessen dem starken Uteruskörper ziemlich dicht an.

Was die Muskulatur des Uterus der nicht anthropoïden Affen betrifft, so findet man auch hier noch die beiden Hauptmuskelschichten, welche wir bei den übrigen Säugethieren antrafen, aber schon wesentlich modificirt. An dem Septum, welches man im oberen Abschnitt des Affenuterus gewöhnlich findet (dasselbe war an dem Uterus des Macacus besonders deutlich), betheiligt sich nur die Schleimhaut mit ihren Drüsen, nicht die Muskulatur. Beim Uterus des Macacus, welcher den Abbildungen

zu Grunde gelegt wurde, machte sie die grösste Masse der Dicke des ganzen Uteruskörpers aus. Bei einem Cercopithecusuterus dagegen, der sich durch ein ganz auffällig starkes Corpus auszeichnete, war die Schleimhaut viel dünner, die Muskulatur aber ganz enorm entwickelt. Der Macacusuterus wurde einerseits wegen der leichteren Darstellung und grösseren Klarheit der Muskulatur zur genaueren Untersuchung und zu den Abbildungen gewählt, andererseits weil er ganz besonders frisch fixirt und gut erhalten war.

Auf die meist sehr dicke Schleimhaut folgt eine sehr stark entwickelte Ringmuskulatur, welche sich von der der früher untersuchten Säugethiere dadurch unterscheidet, dass sie keine compacte Lage mehr bildet, sondern deutlich in im Allgemeinen concentrische Lamellen gespalten ist. Die ganze Muskelschicht ist, wie man auf Längsschnitten sehr deutlich sieht, wieder in gröbere Bündel getrennt. Die circuläre Richtung wird nur von wenigen queren oder schiefen, auch vereinzelten longitudinalen Faserbündeln unterbrochen, wodurch die Spaltung in die Lamellen zu Stande kommt. Diese Fasern, besonders die longitudinalen, liegen fast immer in der Umgebung kleinerer oder grösserer Gefässe, welche zwischen den Lamellen liegen.

Auf die Ringmuskulatur folgt unmittelbar und zwar fast in ganzer Ausdehnung fest verwachsen die subseröse Längsmuskulatur. Sie beginnt ziemlich schwach beiderseits neben dem Uterus im Ligamentum latum, wird auf letzterem stärker, bleibt aber hinter der Ringmuskulatur immer ganz bedeutend zurück. Mit letzterer ist sie so fest verwachsen, dass man sie nicht mehr mit der Serosa vom Uterus abziehen kann, wie dies bei fast allen Uteris bicornibus möglich ist. Bei dem schon erwähnten Cercopithecusuterus betrug die Dicke der Ringmuskulatur das fünf- bis sechsfache der Längsmuskulatur. Beide Muskelschichten sind, wie schon gesagt, an der vordern und hintern Fläche des Organs fest und untrennbar mit einander verbunden, und zwar so, dass auch die Faserrichtung an der Grenze sich nicht plötzlich ändert. An der Peripherie der Ringmuskulatur findet man immer schon einige schräge und longitudinale Züge. Zu beiden Seiten des Uterus und zwar am Ansatz des Ligamentum latum selbst existirt noch ein Rest der gefässführenden Zwischenschicht, welche uns bei fast allen Säugethieruteris begegnet ist. Hier liegen die

grossen Gefässbündel des Uterus theils von den äussern Schichten der Ringmuskulatur umgeben, theils frei an der Basis des Ligaments. Die übrigen Gefässe des Uterus, d. h. also wesentlich die Aeste dieser grossen Stämme bilden keine zusammenhängende Schicht, sondern liegen zerstreut in der Muskulatur selbst, und zwar die grösseren wesentlich zwischen den äusseren Lamellen der Ringmuskulatur.

Es ist also am Affenuterus das, was schon am Uterus des Pteropus und Lemur angedeutet war, deutlich zu erkennen, nämlich das fast vollständige Fehlen der subserösen Zwischenschicht. Längs- und Ringmuskulatur verwachsen vollständig mit einander, so dass auch ihre Faserrichtung an der Grenze in einander übergeht. Eigenthümlicher Weise ist diese „Submucosa" auf Ellenberger's Abbildung des Affenuterus (er hat dieselben Gattungen untersucht wie ich) sehr wohl entwickelt. Allerdings hat Ellenberger keine genaue Angabe darüber, aus welcher Gegend des Uterus dieser Schnitt entnommen ist, welcher der Abbildung zu Grunde lag. Der Autor bezeichnet ihn als Schnitt durch das Cornu uteri des Affen.

Diese Verhältnisse des Corpus uteri der Affen werden aber wesentlich anders im Collum. Die Schleimhaut ist hier dünn, drüsenarm, die Muskulatur verhältnissmässig sehr stark. Die Hauptmasse der Muskulatur ist aber jetzt longitudinal. Daran hat aber die subseröse longitudinale Muskelschicht nur den geringeren Antheil. Denn von der Masse der longitudinalen Fasern, welche fast die äusseren zwei Drittel der Uteruswand einnehmen, lässt sich deutlich eine äusserste Lage abgrenzen, welche mit schwachen Zügen in den Platten der Ligamenta lata beginnt, dann auf dem Uterus allmählich stärker wird und ihre grösste Mächtigkeit an der vorderen und hinteren Wand des Uterus erreicht. Diese Muskulatur, welche also auch hier noch sich als Muscularis serosae zu erkennen giebt, ist am Collum viel stärker als am Corpus. Unter dieser Schicht nun liegt eine nicht unerhebliche Masse longitudinaler und schräger Faserzüge. Nach der Peripherie zu überwiegen die ersteren, nach dem Innern zu die letzteren. Die allerinnersten Fasern gehen schliesslich ohne Grenze in die unter der Schleimhaut gelegene Ringmuskulatur über. Diese ganze Muskelmasse gehört mit den innersten circulären Zügen zusammen und stellt trotz ihrer vielfach abweichenden

Richtung nur die Verlängerung der Ringmuskulatur des Corpus uteri dar, in welche sie sich auch direct fortsetzt. Die longitudinalen Züge liegen besonders stark am Ansatz des Ligamentum latum zu beiden Seiten des Uterus, ohne aber auf das Band überzugehen und von ihm abhängig zu sein. Vielmehr grenzt sich an dieser Stelle die Muskulatur des Uterus scharf vom Bindegewebe des Ligamentum latum ab.

Dass die ganze Muskelmasse der Cervix uteri der Affen, soweit sie nicht der subperitonealen Schicht angehört, aus der Ringmuskelschicht des Corpus uteri hervorgeht, ist deutlich an Längsschnitten der Cervix zu erkennen. Im obern Theil des Collum nehmen nur die äusseren Fasern der Ringmuskulatur allein allmählich Längsrichtung an; je weiter nach unten aber, desto mehr ändern die Faserzüge ihre Richtung. An der Portio selbst sind fast alle Bündel der Ringmuskulatur des Corpus in die Längsrichtung übergegangen und nur die dem Lumen und der Schleimhaut unmittelbar benachbarten Fasern sind noch circulär.

Die Tuben der Affen sind ziemlich muskulös und zeigen neben einer starken circulären inneren Schicht eine schwächere äussere subperitoneale Längsfaserlage.

Ellenberger nennt am Affenuterus die enorm starke Ringmuskulatur immer noch eine Muscularis mucosae, die dünne Längsmuskulatur die eigentliche Muscularis. Die dazwischen gelegene Gefässschicht ist in ihrer Annahme nicht sicher begründet. Von dem wesentlichen Unterschied der Muskulatur des Corpus und Collum sagt Ellenberger nichts. Er scheint auch hier nur einen Theil, nicht den ganzen Uterus zum Gegenstand seiner Untersuchung gemacht zu haben.

Was den Affenuterus vor dem aller vorher betrachteten Säugethiere auszeichnet, das ist die auch für den menschlichen Uterus so charakteristische und überaus wichtige Trennung in einen eigentlich fruchthaltenden Abschnitt des Uterus, das Corpus und einen lediglich ausführenden, das Collum. Auch am Affenuterus ist diese Trennung nicht allein durch die äussere Gestalt und das Verhalten der Schleimhaut, sondern auch durch die Anordnung der Muskulatur gegeben. Gerade die Zunahme der Längsmuskulatur in der Cervix uteri, welche, wie wir sahen, durch zwei verschiedene Quellen zu Stande kommt, scheint mir für den Zweck der Cervix von ganz besonderer Bedeutung zu sein. Am

Corpus uteri soll bei der Geburt ein mehr gleichmässiger Druck von allen Seiten auf die Frucht ausgeübt werden, um dieselbe tiefer zu pressen. Dieser Druck erfolgt natürlich von oben und von der Seitenwand. Am Collum dagegen soll eine ganz andere Aufgabe erfüllt werden. Während der Trächtigkeit dient es beim Affen ebenso wie beim Menschen dazu, die schwere Frucht, welche auf dem unteren Uterusabschnitt lastet, zu halten. Bei der Geburt dient die Muskulatur der Cervix wesentlich dazu, erstlich den Muttermund zu erweitern, was auch nicht rein mechanisch geschieht; zweitens aber soll sich das untere Uterussegment über den auszutreibenden Theil hinwegziehen. Um beides, besonders aber das letztere zu erreichen, ist eine starke Längsmuskulatur absolut nöthig.

Ausserdem ist dem Affenuterus eine starke Zunahme der Ringmuskulatur, Mangel der Gefässschicht und lamelläre Anordnung der Ringfaserschicht eigen. Die Anordnung der Muskulatur ist jedoch so, dass alle Verhältnisse der Uteri der übrigen Säugethiere noch zu erkennen sind.

Wesentlich andere Verhältnisse zeigt der Uterus des Chimpansen. Das untersuchte Exemplar gehörte einem ungefähr dreijährigen Thiere an. Der Uterus war ein abgeplattetes, dem menschlichen und zwar dem kindlichen Uterus sehr ähnliches Organ. Auffallend waren die stark geschlängelten und mit starken Ampullen versehenen Tuben, die aber weit länger waren als die der nicht anthropoïden Affen und somit auch wiederum dem Verhältniss des menschlichen Organs viel näher kamen. Die Cervix des Chimpansenuterus war 2—3 mal so lang als das Corpus, was wohl, wie beim Menschen, auf den infantilen Typus zu beziehen ist. Der Uterus hatte also im Allgemeinen die Form des Uterus eines neugeborenen Kindes, nur war er kleiner. Auch abgesehen von den äusseren Formverhältnissen kommt der Chimpansenuterus in seiner ganzen Structur dem menschlichen Uterus näher (d. h. das untersuchte Exemplar dem kindlichen) als dem Uterus der nicht anthropoïden Affen. Auch zeigt er bereits die typische Anteversio und Anteflexio des menschlichen Uterus.

Was den Bau des Chimpansenuterus betrifft, so zeigte das Organ des untersuchten Thieres im Corpus eine dünne, nur Andeutungen von Drüsen enthaltende Schleimhaut und unmittelbar mit ihr verwachsen eine dicke Schicht glatter Muskelfasern von

scheinbar regellosem Verlauf. Schiefe, circuläre, longitudinale und vollständig quere Faserzüge bilden ein unentwirrbares Geflecht, welches von der Serosa umschlossen wird. Letztere enthält keine Muskelfasern. Die Gefässe laufen zerstreut in der Muskulatur ohne jede bestimmte Vertheilung.

In der Cervix uteri des Chimpansen ist eine weit regelmässigere Anordnung der Muskulatur zu erkennen. Dicht unter der Schleimhaut, welche hier die typischen Falten der Arbor vitae bildet, liegen, und zwar in diesen Falten selbst, deutliche wenn auch schwache Längsbündel. Dann folgen stärkere circuläre Faserzüge in concentrischen Lamellen, von vielen schiefen und longitudinalen Zügen durchbrochen. Ganz nach aussen, besonders an den Seitentheilen des Uterus, folgen wieder starke longitudinale Faserzüge.

Was die Faserrichtung im Corpus uteri betrifft, so ist dieselbe zwar sehr complicirt, indess lässt sich doch dreierlei mit Bestimmtheit sagen: 1. Dicht unter der Schleimhaut liegen, entsprechend den Längsfalten der Plicae palmatae der Cervix, dünne Längsfaserzüge auch im Corpus uteri. 2. Die übrige Hauptmasse der Muskulatur ist der Hauptrichtung nach circulär und entspricht der circulären Schicht des Affenuterus. Sie enthält auch zwischen ihren Muskelfasern die Gefässe des Uterus, welche vielfach durch ihren Verlauf die Richtung der Fasern beeinflussen. 3. Die Serosa des Chimpansenuterus hat keine Muskelfasern, und die subseröse Längsmuskulatur fehlt ebenso wie die subseröse Zwischenschicht, welche hier nicht einmal mehr wie beim Affenuterus angedeutet ist. Dass die Ringfaserschicht des Chimpansenuterus im Corpus nicht vollständig ringförmig ist, kann uns nach den bisher schon gemachten Erfahrungen nicht wundern. Erstlich sind es die Gefässe, welche störend auf den Verlauf der Muskelfasern einwirken, besonders wenn sie die Muskulatur quer durchsetzen, zweitens aber findet man bei einigermaassen starker Anhäufung von glatter Muskulatur im Uterus nie in der Masse die gleiche Richtung, wie wir das schon am Uterus der nicht anthropoïden Affen sahen, wie das aber am Chimpansenuterus, ganz besonders aber am menschlichen Organ, wo die stärksten Muskelmassen sich vorfinden, in viel höherem Maasse der Fall ist. Am Collum des Chimpansenuterus geht wieder ein nicht unbedeutender Theil der Hauptmuskelschicht, und zwar wieder die

peripherischen Theile, in die Längsrichtung über, wie wir das schon am Macacusuterus kennen gelernt haben. Auch die submucöse Längsmuskulatur ist hier stärker entwickelt als am Corpus und bildet hauptsächlich die Falten der Plicae palmatae.

Wir erkennen also auch am Chimpansenuterus im Grossen und Ganzen noch dieselben Verhältnisse, wenn auch schon wesentlich modificirt. Die äussere subseröse Muskelschicht, aber auch die gefässführende Zwischenschicht ist ganz verloren gegangen. Die ganze Muskulatur des Chimpansenuterus wird also von der modificirten inneren Ringmuskelschicht gebildet, die wir auch bisher als die eigentliche Uterusmuskulatur anzusehen Grund hatten. Ausserdem tritt eine neue Muskellage hinzu, die unmittelbar unter der Schleimhaut gelegen, hauptsächlich die Falten der Plicae palmatae bildet. Diese Schicht entspricht in jeder Beziehung dem Stratum submucosum [1]) der menschlichen Uterusmuskulatur.

Unmittelbar an den Uterus der anthropoïden Affen schliesst sich der des Menschen an. Ob die Verhältnisse des erwachsenen Chimpansenuterus denen des ausgebildeten menschlichen Organs ebenso entsprechen, wie das zwischen jugendlichem Chimpansenuterus und dem kindlichen Organ der Fall ist, weiss ich allerdings nicht zu sagen. Jedenfalls haben beide Uteri das gemeinsam, dass fast ihre ganze Muskulatur die modificirte Ringmuskulatur des Uterus der übrigen Säugethiere ist. Diese Umwandlung geschieht bei beiden in gleichmässiger Weise so, dass die Muskelmasse selbst einen enormen Umfang erreicht und mehr den Charakter eines Muskelgeflechtes annimmt. Beiden Uterusformen ausserdem eigen ist die submucöse Muskulatur, welche allen anderen, auch den nicht anthropoiden Affenuteris vollständig fehlt.

Was den menschlichen Uterus selbst betrifft, so sehe ich hier von einer detaillirten Schilderung seiner Muskulatur ab. Ich habe nichts in ihrer Anordnung finden können, was von der Beschreibung Kreitzer's (48) wesentlich abwiche. Nur möchte ich mich auf den Standpunkt stellen, dass sämmtliche Schichten der Uterusmuskulatur des Menschen mit Ausnahme der allerinnersten (Strat.

1) Der Ausdruck „submucös“ soll nur im Sinne Kreitzer's (Strat. submucosem) und der Lehrbücher angewandt werden, ohne jeden Bezug auf den Begriff einer Submucosa.

submucosum Kreitzer's) und alleräussersten (Strat. subserosum) also das Stratum supravasculare und vasculare Kreitzer's als eine gemeinsame Muskelschicht aufgefasst werden müssen, die sich nicht in einzelne Schichten trennen lassen. Diese Muskulatur, eine mannigfach modificirte Ringmuskulatur, wie wir bereits sahen, setzt sich continuirlich von den Tuben her auf den Uterus fort und geht von hier aus auf die Scheide über, gehört also dem ursprünglichen Müller'schen Gang in seiner ganzen Ausdehnung an. Ihre stärkste Entwicklung erfährt sie natürlich am Uterus und eine für den Zweck dieses Organs besondere Umgestaltung.

Da diese Anschauung der menschlichen Uterusmuskulatur wesentlich durch die Verhältnisse ihrer Entwickelung unterstützt wird, möchte ich zunächst auf diese eingehen, um dann im Zusammenhang wieder auf den menschlichen Uterus zurückzukommen.

Entwicklungsgeschichtliche Untersuchung.

Die Entwicklungsgeschichte des Uterus ist seit der grossen Entdeckung Johannes Müller's, welcher in dem nach ihm benannten Kanal die Anlage des uns hier beschäftigenden Organs erkannte, Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen. Dieselben beschäftigen sich jedoch ausschliesslich mit dem Verschmelzungsprozess der Müller'schen Gänge, der Sonderung in Tuben, Uterus und Scheide, der Einmündung der Gänge in die Cloake, den Verhältnissen der Schleimhäute und des Epithels etc. Weder die Abhandlungen über die Entwicklung des gesammten Urogenitalsystems von Rathke (71, 72, 73), Balfour (3), Waldeyer (94), Fürbringer (22), Mihalkovicz (61), Janosik (37), Nagel (64) u. A., noch die speciell auf die Uterusentwicklung beschränkten von Dohrn (15, 16), Gasser (23), Imbert (38), Cadiat (9) und Tourneux und Legay (89) machen ausser ganz vereinzelten Bemerkungen über die Muskulatur der Müller'schen Gänge irgend welche Angaben. Ebensowenig bieten in dieser Beziehung die entwickelungsgeschichtlichen Notizen in den Arbeiten über die Missbildungen des Uterus von Kussmaul (50) und Kubassow (49). Die postfoetale Entwickelung der Uterusmuskulatur berücksichtigen hauptsächlich von Hoffmann und Bayer in ihren bereits besprochenen Arbeiten.

Die einzigen verwerthbaren Notizen über die Entwickelung der Uterusmuskulatur stammen von Tourneux und Legay, vereinzelte Angaben macht Imbert und einige vollständig widersprechende Cadiat. Nach ersteren zeigen sich deutliche Muskelfasern im Müller'schen Gang erst gegen Anfang des fünften Monats. Bei einem Foetus vom Anfang des sechsten Monats fanden sie Muskelfasern in mannigfacher Richtung. Die Hauptrichtung war innen circulär und aussen longitudinal. Im Ganzen war die Dicke der Muskulatur etwa 1 mm. Im achten Monat fanden sie im Corpus hauptsächlich Ringfasern, im Collum ausserdem noch anastomosirende Längsfaserzüge. Gegen Ende der Schwangerschaft ist die Richtung der Muskulatur nach Tourneux und Legay eine so complicirte, dass sie jeder Beschreibung spottet.

Nach Imbert entwickelt sich die Muskulatur des Uterus im sechsten Monat der Schwangerschaft. Cadiat dagegen findet schon bei $2^1/_2$ monatlichen Embryonen eine innere longitudinale geflechtartige Schicht und eine äussere Ringfaserschicht am Uterus, der sich aber nach seinen eigenen Angaben erst im vierten oder fünften Monat aus dem Müller'schen Gange differenzirt! (vergl. v. Ackeren).

Der Uterus ist eins derjenigen Organe, deren Entwickelung mit der Geburt keineswegs zum Abschluss kommt. Seine Hauptentwickelung, sowohl was äussere Gestalt und Grösse, als auch was die Structur anlangt, gehört vielmehr in das extrauterine Leben. Der Uterus entsteht bekanntlich aus der Verschmelzung der beiden Müller'schen Gänge. Dann tritt gegen das Ende des fünften oder den Anfang des sechsten Schwangerschaftsmonats eine Sonderung in Tuben (die unverschmolzenen Theile), Uterus und Scheide ein. Der Uterus ist jedoch auch nach der scheinbar vollendeten Verschmelzung und meist auch noch etwas später durch ein kurzes Septum in seinem oberen Abschnitt getheilt und somit noch in geringem Grade bicornis.

Muskelfasern treten in der Wand des Müller'schen Ganges erst gegen die Mitte des fünften Monats auf, also zu einer Zeit, wo die Verschmelzung beider Gänge zwar schon stattgefunden hat, die Sonderung in Uterus und Scheide aber noch nicht ausgesprochen ist. Man findet jetzt nur ganz wenige circuläre Fasern in der Wand des späteren Uterus sowohl als in der der Scheide. Die Muskulatur der benachbarten Harnblase ist um diese Zeit

um das Zehnfache stärker als die des Müller'schen Ganges. Deutlicher wird die Muskulatur erst in den späteren Monaten.

Im siebenten Monat und deutlicher noch im achten kann man leicht im Corpus uteri eine ausgeprägte Ringmuskulatur erkennen, welche lamellös angeordnet ist, der dünnen Schleimhaut dicht anliegt und sehr an die Ringmuskulatur der Affenuteri erinnert. Nach der Serosa zu liegt eine bindegewebige Schicht mit den grösseren Gefässen. Muskulatur enthält dieselbe nicht. Der Uterus ist nicht selten jetzt noch im obersten Abschnitt bicornis, d. h. nicht bei der äusserlichen Betrachtung. Man findet zwei Lumina mit zwei sich eng berührenden Ringmuskelschichten, die sich unmittelbar in die Ringfaserschichten der Tuben fortsetzen. Beide Ringmuskelschichten verschmelzen weiter unten und bilden die gemeinsame Uterusmuskulatur des Corpus uteri. Im Collum geht auch jetzt schon, ganz wie wir es bei den Affen gesehen hatten, ein nicht unbeträchtlicher Theil der Ringmuskulatur und zwar immer die nach der Peripherie zu gelegenen Schichten in die Längsrichtung über. Ausserdem liegen schon unter der Schleimhaut in den Längsfalten der bereits wohl entwickelten Plicae palmatae deutliche longitudinale Muskelbündel, die erste Anlage des Stratum submucosum.

Ein solcher Uterus aus der Mitte des achten Schwangerschaftsmonats, wie er dieser Betrachtung zu Grunde liegt, ist 2,3 cm lang, 9 mm breit und 7 mm dick. Das Collum ist länger, dicker und muskulöser als das Corpus, welches ungefähr nur ein Viertel der Länge des ganzen Uterus einnimmt. Es ist stark abgeplattet und antevertirt. Die Tube enthält einige wenige circuläre glatte Muskelfasern.

Nicht wesentlich anders verhält sich ein foetaler Uterus aus dem neunten Schwangerschaftsmonat von 2,7 cm Länge. An demselben ist die Cervix und Portio vaginalis besonders stark entwickelt, das Corpus sehr klein und abgeplattet. Die Muskulatur verhält sich in Bezug auf ihre Schichtung und Anordnung fast genau so wie im achten Monat. Nur der Charakter der Schichten hat sich schon etwas geändert. Die Ringmuskulatur des Corpus hat nicht mehr so deutlich circuläre Richtung, Gefässe durchsetzen sie der Quere nach, schiefe und schräge Fasern mischen sich unter die circulären. Kurz, die Muskulatur erhält mehr und mehr den Charakter der Ringmuskulatur des Chim-

pansen. Am Collum dagegen ist die circuläre lamellöse Anordnung der Muskulatur noch sehr deutlich, die submucösen sowohl wie die äusseren Längsbündel stärker entwickelt. Die Tube enthält eine mässig starke Ringfaserschicht. Die Muskulatur ist in ihrer stärksten Ausdehnung schon gegen $3^1/_2$ mm dick. Die Schleimhaut ist etwas dicker als in den früheren Monaten, gefässreich, aber ohne Drüsen.

Der Uterus des neugeborenen Kindes ist im Durchschnitt 3,5 cm lang. Den grössten Theil, mehr als zwei Drittel, macht die Cervix aus, das Corpus kaum ein Drittel. Der bei weitem stärkste Theil ist die Portio vaginalis selbst. Sie ist im Durchschnitt 18 mm breit und 15 mm dick. Das Corpus ist bloss 14 mm breit und 7 mm dick. Dabei kommen sogar gut 2 mm auf das weite, mit einem Schleimpfropf gefüllte Lumen des Corpus, während das Lumen der Cervix weit enger, das der Portio vaginalis, also der eigentliche äussere Muttermund, ganz eng ist.

Die Muskulatur am Uterus des Neugeborenen ist schon stark entwickelt. Am Corpus finden wir dieselbe modificirte Ringmuskulatur, wie wir sie schon kennen gelernt haben, aber immerhin mit recht deutlich circulärer Hauptrichtung. Eine Zerlegung in mehrere Schichten ist unmöglich. Submucöse Längsbündel sind noch nicht entwickelt. Die Gefässe liegen zum grossen Teil an den seitlichen Abschnitten des Uterus, zum Theil von der Ringmuskulatur mit umschlossen. Einzelne grössere Gefässe liegen schon zwischen den Zügen dieser Schicht. Die Hauptmasse der Gefässe jedoch liegt in einer bindegewebigen Schicht unter der Serosa. Letztere enthält noch keine Muskulatur. Auf die Ligg. rotunda gehen auch jetzt schon Muskelfasern vom Uterus über, auf die Ligg. uterosacra jedoch so gut wie gar keine. Die Tuben enthalten mässig entwickelte circuläre Fasern, welche continuirlich in die grosse Ringmuskelschicht des Uteruskörpers übergehen.

Am Collum enthält die Schleimhaut schon drüsenartige Einstülpungen. Unter ihr liegt die dünne submucöse Längsfaserschicht, dann folgt eine sehr deutliche und sehr starke Ringmuskelschicht, in ihren peripherischen Abschnitten von Längsbündeln durchsetzt. Letztere werden nach unten zu immer stärker und bilden an der Portio vaginalis eine continuirliche starke äussere Längsfaserschicht.

Was also die Uterusmuskulatur des Neugeborenen von der des Erwachsenen hauptsächlich unterscheidet und was auch allen Voruntersuchern aufgefallen ist, das ist der vollständige Mangel der für den ausgebildeten Uterus so charakteristischen Gefässschicht. Die Gefässe liegen hier zum geringen Theil innerhalb der Ringmuskulatur, zum grössten Theil ausserhalb derselben im subserösen Bindegewebe. Die Verhältnisse der Cervix uteri des Neugeborenen dagegen sind von denen der ausgebildeten nicht wesentlich verschieden.

Der Uterus nimmt bekanntlich in den Lebensjahren bis zur Pubertät nicht an Grösse zu. Man findet ihn bei 2—11 jährigen Mädchen sogar regelmässig etwas kleiner als beim Neugeborenen. Kurz vor der Pubertät beginnt das eigentliche Wachsthum des Uterus zu seiner vollen Ausbildung. Ein solcher Uterus zu Beginn der Pubertätszeit stand mir leider nicht zur Verfügung, da Mädchen dieses Alters äusserst selten zur Section kommen. Dagegen wurden Uteri von 2—10 jährigen Mädchen in Bezug auf ihre Muskulatur untersucht. Dieselbe war an denselben fast vollständig gleich entwickelt und zeigte nahezu dieselben Structurverhältnisse.

Ich wähle hier zum Ausgangspunkt der Betrachtung den Uterus eines $2^1/_2$jährigen Mädchens. Derselbe unterscheidet sich von dem des Neugeborenen dadurch, dass das Corpus uteri viel stärker abgeplattet, das Lumen viel enger ist. Am Corpus ist die submucöse Längsmuskulatur auch jetzt nur angedeutet. Die Ringmuskulatur dagegen hat ihr Verhalten nicht unwesentlich verändert. Sie ist vielfach von grossen Gefässen durchsetzt und umgiebt auch die Hauptgefässbündel an beiden Seiten des Uterus. Diese Gefässe haben einen ziemlich erheblich störenden Einfluss auf die Anordnung der Muskulatur. Sie bilden näher der Peripherie als dem Lumen einen nicht ganz continuirlichen Ring um den Uterus inmitten der Muskulatur selbst. Es ist das die Anlage des Stratum vasculosum. Die Gefässe dieser Schicht beeinflussen die Richtung der umgebenden Muskelzüge. Sie laufen quer und schräg mit denselben durch die Uterussubstanz. Die innersten Schichten der Muskulatur dagegen und zum Theil auch die äusseren behalten ziemlich genau ihre circuläre Richtung. Dadurch entsteht der Anblick einer ganz unentwirrbaren regellosen Muskelmasse, wie man sie auch vom Uterus der Erwachsenen gewohnt

ist. Eigenthümlich ist nur die Anordnung der grossen Gefässe, insbesondere der grossen Venen zu einer fortlaufenden zusammenhängenden Schicht inmitten der Muskulatur. Vielleich soll durch diese Lage besonders der grossen Venenstämme die Möglichkeit ihrer Compression bei der Geburt erleichtert werden.

Der Uterus der Erwachsenen und zwar der nullipare, auf den sich meine Untersuchungen beschränken, zeigt eigentlich dieselben Verhältnisse wie der eben besprochene Uterus, nur in ausgebildeterem Maasse. Vor allem ist die submucöse Muskulatur auch im Corpus uteri und im Anfangstheil der Tube entwickelt, die Gefässe sind grösser und stärker geworden und damit auch die Gefässschicht. Unter der Serosa sind als Reste der subserösen Longitudinalschicht der Thiere einzelne longitudinale Fasern zu erkennen, die am virginalen Uterus aber nicht einmal eine continuirliche Muskellage bilden. Dieselben scheinen während der Schwangerschaft zu hypertrophiren und auch nach der Gravidität noch am multiparen Uterus eine deutlichere Schicht auszumachen. Die Cervix zeigt eigentlich dieselben Verhältnisse wie die des vorher untersuchten kindlichen Uterus. Wie sich also auch schon äusserlich in Bezug auf die Grösse die Hauptentwicklung des Uterus in der Pubertät am Corpus abspielt, so auch in Bezug auf die feineren Structurverhältnisse der Muskulatur.

Die Tube der Erwachsenen enthält in der Nähe des Uterus noch longitudinale Fasern der submucösen Schicht. Die Hauptmasse ihrer Muskulatur macht die schon im embryonalen Leben angelegte Ringfaserschicht aus. Ausserdem liegen einige longitudinale Bündel unter der Serosa.

Werfen wir nun, bevor wir mit dem menschlichen Uterus abschliessen, einen Rückblick auf die Uteri, welche wir im Laufe dieser Untersuchungen kennen gelernt haben, so finden wir, dass alle Formen eine Muskelschicht gemeinsam haben, die in allen ihren Beziehungen nicht allein an den Uterus, sondern an den ganzen Genitaltractus, überhaupt an den ursprünglichen Müllerschen Gang geknüpft ist, die innere Ringmuskulatur der Uteri bicornes und bipartiti, die Hauptmuskelschicht des Affenuterus, die eigentliche Uterusmuskulatur des Chimpansen und Menschen.

Zu dieser Muskulatur gesellen sich longitudinale Faserzüge der Serosa, welche, rein morphologisch betrachtet, mit dem Uterus

nichts weiter gemeinsam haben, als dass sie da, wo ihn die Serosa mit ihrer Muskulatur überzieht, am stärksten sind, sonst aber in ihrem Verlauf und ganzen Verhalten unmittelbar an die Serosa geknüpft sind. Als eine besondere unbedeutende Schicht gesellt sich dazu das Stratum submucosum beim Chimpansen und Menschen. Woher dasselbe abzuleiten ist, lässt sich nicht erkennen. Es scheint dem Uterus selbst eigen zu sein ohne Bezug auf seine Adnexa.

Die Entwickelung der beiden Hauptmuskelschichten der Uterusmuskulatur wechselt ungeheuer in der Reihe der hier untersuchten Thiere. Bei den Nagern mit langen Uterushörnern ist die longitudinale subseröse Schicht oft stärker als die eigentliche circuläre Uterusmuskulatur; fast ebenso stark ist sie bei den Raubthieren und Schweinen, deren Uterushörner gleichfalls lang sind und meist eine grosse Anzahl von Früchten beherbergen. Beim Schaf und Kalb wird diese Muskulatur schon zu Gunsten der inneren Schicht erheblich schwächer und bildet aber auch hier noch eine vollkommen selbständige Schicht. Beim Affen verliert sie diese Selbständigkeit, verwächst mit der inneren Schicht und tritt gegen diese schon erheblich in den Hintergrund. Beim Menschen schliesslich findet man nur noch spärliche Reste.

Die Thiere mit langen Uterushörnern, die viele Junge werfen, befördern die letzteren durch eine einfache Peristaltik aus dem Uterus und das ermöglicht wesentlich die starke Entwickelung der Längsmuskulatur. Diese Thiere haben dann auch eine dem Darm in ihrer Schichtung analoge Uterusmuskulatur, die sich aber, wie wir gesehen hatten, genetisch wie rein morphologisch anders verhält als die des Darms. Beim Schaf und Rind ist für die Geburt der meist einfachen Frucht eine reine Peristaltik nicht so sehr erforderlich wie ein mehr gleichmässiger continuirlicher Druck. Hier tritt denn auch die Längsmuskulatur in den Hintergrund und ausser der Muskulatur der Zwischenschicht entwickelt sich besonders die Ringmuskulatur stärker. Noch viel mehr ist das letztere bei den Affen der Fall. Bei diesen aber tritt zugleich mit der Abgrenzung des Uterus in Corpus und Collum die Längsmuskulatur an letzterem auf, welcher die Erweiterung und Verkürzung des unteren Uterinsegments zufällt.

Der Chimpansenuterus schliesslich nähert sich sehr dem menschlichen. Das liegt wohl auch in den physiologischen Verhältnissen des Geburtsacts begründet. Der Schädel der anthropoïden Affen ist gegenüber dem der übrigen Säugethiere ein weit schwieriger zu überwindendes Geburtshinderniss. Und wenn auch, wie v. Hoffmann (35) nachgewiesen hat, das Verhältniss zwischen Schädel und Becken des Chimpansen erheblich günstiger ist als beim Menschen, so ist doch der Unterschied gegenüber den übrigen Säugethieren ein noch erheblich viel ungünstigerer für die anthropoïden Affen. Bei fast allen anderen Thieren macht der Kopf, wenn auch nicht immer den kleinsten, so doch einen ebenso unbedeutenden Theil aus wie jeder andere Abschnitt des Körpers. Die Früchte fallen hier einfach durch das Becken hindurch. Beim Chimpansen aber und noch mehr beim Menschen muss der Schädel in bestimmter Richtung das Becken passiren, um überhaupt hindurchgebracht zu werden. Und gerade bei beiden finden wir die ähnliche complicirte, von allen anderen Formen abweichende Anordnung der Muskulatur. Man ist nun zwar noch weit davon entfernt, aus der Anordnung der menschlichen Uterusmuskulatur sich einigermaassen genau ihre Wirkung construiren zu können, indess scheint die Anordnung doch keine so ganz willkürliche zu sein, wie das auf den ersten Anblick aussieht. Gerade diese complicirte Anordnung wird wohl gerade die verschiedensten Contractionen ermöglichen, deren der menschliche Uterus eben bedarf, um den grossen Schädel in den verschiedenen Stellungen durch das Beken zu pressen.

Zusammenfassung.

1. Die eigentliche fundamentale Uterusmuskulatur ist eine continuirlich von den Tuben auf den Uterus und auf die Scheide sich fortsetzende Ringmuskulatur. Sie ist die primitive Muskulatur der Müller'schen Gänge.

2. Zu dieser gesellt sich eine dem Ligamentum latum angehörige Längsmuskulatur, welche in ihrem ganzen Verlauf stets der Serosa folgt. Dieselbe ist bei niederen Uterusformen mit langen Hörnern sehr stark entwickelt, beim Affenuterus erheblich schwächer, beim menschlichen Organ nur noch rudimentär. Auf die Tuben setzt sich diese Muskelschicht entweder gar nicht

oder nur eine Strecke weit fort. Auf die Scheide geht sie für gewöhnlich ebensowenig wie das Peritoneum über.

3. Zwischen beiden Muskelschichten, in der eigentlichen Subserosa des Uterus liegen die grossen Gefässstämme, welche meist von mehr oder weniger starken Zügen glatter Muskelfasern umgeben und eingeschlossen werden. Ihre höchste Macht erreicht diese Muskulatur bei den Raubthieren und Zweihufern; bei Fledermäusen und Affen wird sie rudimentär, beim Menschen fehlt sie ganz.

4. Die menschliche Uterusmuskulatur ist ganz wesentlich aus der modificirten Ringmuskulatur hervorgegangen, deren Richtung vielfach durch die in ihr gelegenen grossen Gefässe bestimmt wird. Letztere werden allmählich in den Bereich dieser Muskulatur hineingezogen.

5. Dem Menschen- und Chimpansenuterus eigen ist eine submucöse Längsmuskulatur, welche den Falten der Schleimhaut folgt und dieselben bilden hilft.

6. Eine Submucosa und eine Muscularis mucosae existirt im thierischen Uterus ebensowenig wie im menschlichen.

7. Die Schichtung der menschlichen Uterusmuskulatur, wie sie bisher angenommen wurde, ist eine willkürlich construirte und nur durch die starke Entwickelung der Gefässe bedingte. Deswegen lassen sich auch diese künstlich gemachten Schichten nicht als Ausgangspunkt einer genetischen Erklärung der Uterusmuskulatur wählen.

Am Schlusse dieser Arbeit erfülle ich die angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Medicinal-Rath Prof. Dr. Waldeyer, sowohl für die Anregung zu dieser Arbeit als auch für gütigste Unterstützung bei Anfertigung derselben meinen innigsten Dank auszusprechen.

Litteratur-Verzeichniss.

1. van Ackeren, F., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der weiblichen Sexualorgane des Menschen. Inaug.-Diss. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie Bd. XLVIII, 1889.
2. v. Baer, K. E., Beitrag zur Kenntniss des 3zehigen Faulthiers. Meckel's deutsches Archiv f. d. Physiologie Bd. 8, 1823. — Müller's Archiv 1836.
3. Balfour, On the origin and history of the urogenital of vertebrates. Journal of Anat. and Phys. Vol. X, 1876.
4. Basch und Hofmann, Untersuchungen über die Innervation des Uterus und seiner Gefässe. Wiener medicinische Jahrbücher Heft 4, 1877.
5. Bayer, Zur physiologischen und pathologischen Morphologie der Gebärmutter. Freund's gynäkologische Klinik I., Strassburg 1885.
6. Bell, Ch., On the muscularity of the uterus. Medic.-Chirurg. Transact. Vol. IV, 1813.
7. Bierfreund, Ueber die Einmündung der Müller'schen Gänge in den Sinus urogenitalis bei dem menschlichen Embryo. Zeitschrift für Gynäkologie Bd. XVII, Heft 1.
8. Bischoff, Entwickelungsgeschichte der Säugethiere und des Menschen. Leipzig 1842.
9. Cadiat, O., Mémoire sur l'utérus et les trompes. Journal de l'anatom. et de physiol. 1884.
10. Calza, L., Ueber den Mechanismus der Schwangerschaft. Mitgetheilt aus dem 1. und 2. Bande der Atti dell Academia die Padova von Herrn Dr. Weigel. Reil's und Autenrieth's Archiv für die Physiologie Bd. 7, 1807.
11. Chauveau et Arloing, Anatomie comparée des animaux domestiques.
12. Cornil, V., Recherches sur la structure de la muqueuse du col utérin à l'état normal. Journal de l'anat. et de la phys. T. I.
13. Chrobak, Art. „Uterus“ in Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. 1872.
14. Deville, Structure musculaire de l'utérus. Bulletins de la société anatomique. 1844.
15. Dohrn, Ueber die Müller'schen Gänge und die Entwickelung des Uterus. Sitzungsber. der Gesellschaft zur Beförderung der gesammt. Naturwiss. zu Marburg. 1869.
16. — Zur Kenntniss der Müller'schen Gänge und ihrer Verschmelzung. Sitzungsber. der Gesellsch. zu Marburg Bd. IX, Marburg und Leipzig 1872.
17. — Ueber die Gartner'schen Kanäle beim Weibe. Archiv für Gynäkologie Bd. XXI, 1883.

18. Ellenberger, W., Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die histologische Einrichtung des Uterus der Thiere. Archiv für wissenschaftliche und praktische Thierheilkunde, V, 1879.
19. Emmert, Meckel's Archiv für die Physiologie Bd. IV.
20. Farre, Artikel Uterus in Todds cyclopaedia of anatomy. T. suppl. 1859.
21. Frommel, Beitrag zur Anatomie der Eileiter. Verhandlg. der I. Versamml. der deutsch. Gesellsch. für Gynäkologie in München. Leipzig 1886.
22. Fürbringer, M., Zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Excretionsorgane der Vertebraten. Morphologisches Jahrb. IV, 1878.
23. Gasser, Ueber die Entwickelung der Müller'schen Gänge und die Entwickelung des Uterus. Monatsschrift für Geburtshülfskunde Bd. XXXIV, 1869 und Sitzungsber. der Gesellsch. zur Beförd. d. Naturw. zu Marburg. 1871.
24. Gartner, H., Anatomisk Beskrivelse etc. Det kongelige Danske Videnskabernes Selskab naturwidenskablige og mathematiske Afhandlinger. I. Deel. Kjöbenhavn 1824.
25. Gegenbaur, Grundriss der vergleichenden Anatomie. 2. verbesserte Auflage. Leipzig 1878.
26. Geigel, Ueber Variabilität in der Entwickelung der Geschlechtsorgane beim Menschen. Verhandlg. der physikal.-med. Gesellsch. zu Würzburg. N. F. XVII. Bd.
27. Gerlach, Handbuch der Gewebelehre des menschlichen Körpers. 1848.
28. Guyon, Étude sur les cavités de l'utérus à l'état de vacuité. Journal de la physiol. des l'homme et des animaux (Brown-Séquard) Tome II.
29. Hanuschke, De genitalium evolutione in embryone feminina observata. Diss. inaug. Wratislaviae 1837.
30. Hélie, Recherches sur la disposition des fibres musculaires de l'utérus développé par la grossesse. Avec Atlas de Chenantais. Paris 1867.
31. Henle, Splanchnologie.
32. Hennig, Architektonische Entwickelung der Gebärmutter. Arch. für Gynäkologie. 1872.
33. Hertwig, O., Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. 3. Auflage. Jena 1890.
34. v. Hoffmann, G., Morphologische Untersuchungen über die Muskulatur des Gebärmutterkörpers. Zeitschrift für Geburtshülfe und Frauenkrankheiten (Bd. I) 1876.
35. — Ueber die weiblichen Genitalien eines Chimpansen. Zeitschr. für Geburtshülfe u. Gynäkologie Bd. II. 1878.
36. Hunter, W., Anatomia uteri humani gravidi. 1774.
37. Janosik, J., Histologisch-embryologische Untersuchungen über

das Urogenitalsystem. XCI. Bd. der Sitzungsber. der kaiserl. Acad. der Wiss. zu Wien, III. Abth., Febr.-Heft 1885, math.-naturw. Klasse.
38. Imbert, Dr. G., Développement de l'utérus et du vagin. Paris 1883.
39. Jörg, Ueber das Gebärorgan des Menschen und der Säugethiere im schwangern und nicht schwangern Zustande. Leipzig 1808.
40. Kasper, Dissertatio des structura fibrosa uteri non gravidi. Vratislaviae 1840.
41. Keuller, Ueber das Verhalten der Uterusmuskulatur gegen Ende der Schwangerschaft. Dissert. Berlin 1880.
42. Kilian, Die Struktur des Uterus bei Thieren. Zeitschrift für rationelle Medicin von Henle u. Pfeufer Bd. 8 u. 9, 1849 u. 1850.
43. v. Kölliker, Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 3. Auflage. 1884.
44. — Gewebelehre. 5. Aufl.
45. Körner, Anatomische und physiologische Untersuchungen über die Bewegungen der Gebärmutter. Studien des physiol. Instit. d. Universität Breslau von Heidenhain, 1855, 3. Heft.
46. Kocks, Ueber die Gartner'schen Kanäle beim Weibe. Archiv für Gynäkologie Bd. XX, 1882.
47. Krause, W., Allgemeine und mikroskopische Anatomie. Hannover 1876.
48. Kreitzer, Dr. R., Anatomische Untersuchungen über den Bau der nichtschwangern Gebärmutter. Petersburger med. Zeitschrift, Neue Folge, II. Bd., 1871.
49. Kubassow, Dr. P., Beitrag zur Lehre von der doppelten Gebärmutter (Uterus didelphys) nebst besonderer Würdigung der Aetiologie dieser Difformität. Virchow's Archiv Bd. 92, 1883.
50. Kussmaul, Von dem Mangel, der Verkümmerung und Verdoppelung der Gebärmutter. Würzburg 1859.
51. Lahs, Das untere Uterinsegment in anatomischer und physiologischer Beziehung. Archiv für Gynäkologie 1886—87.
52. Langenbacher, L., Beitrag zur Kenntniss der Müller'schen und Wolff'schen Gänge bei Säugern. Archiv für mikroskop. Anatomie Bd. XX.
53. Landau, Dr. Th. und Abel, Dr. K., Beiträge zur normalen und pathologischen Anatomie des Gebärmutterhalses. Archiv für Gynäkologie Bd. XXXVIII, Heft 2.
54. Leydig, Handbuch der vergleichenden Anatomie.
55. Lereboullet, Recherches sur l'anatomie des organs génitaux des animaux vertebrés. Nova acta acad. caesar. Leop. Carol. etc. Bd. XXIII, Theil I.
56. Lilienfeld, Beiträge zur Morphologie und Entwickelungsgeschichte der Geschlechtsorgane. Dissertation. Marburg 1856.
57. Luschka, Anatomie, 2. Bd., 2. Abth.
58. Meckel, H., Zur Morphologie der Geschlechtsorgane der Wirbelthiere. Halle 1848.

59. Meckel, J. F., Handb. der menschlichen Anatomie, 41. Bd., 1820.
60. Meyerstein, Ueber die Eileiter einiger Säugethiere. Henle's und Pfeufer's Zeitschrift für ration. Medicin Bd. XXIII.
61. v. Mihalkovics, Untersuchungen über die Entwickelung der Harn- und Geschlechtsorgane der Amnioten. Internation. Monatsschrift für Anat. und Histologie Bd. II, 1885.
62. Milne-Edwards, Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie comparée de l'homme et des animaux. IX, 1870.
63. Müller, J., Bildungsgeschichte der Genitalien. Düsseldorf 1830.
64. Nagel, W., Ueber die Entwickelung des Urogenitalsystems des Menschen. Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. XXXIV.
65. Obernier, Experimentelle Untersuchungen über die Nerven des Uterus. Bonn 1865.
66. Oser und Schlesinger, Experimentelle Untersuchungen über die Uterusbewegungen. Medicin. Jahrbücher von Stricker, 1872.
67. Pappenheim, S., Vorläufige Mittheilung über den Verlauf der Muskelfasern in der schwangern menschlichen Gebärmutter. Roser und Wunderlich's Archiv für physiologische Heilkunde, 3. Jahrg., 1844.
68. Pilliet, A., Texture musculaire de l'utérus des mammifères. Bulletin de la société zoologique de France. Paris 1886.
69. Pouchet, Sur le développement des organs génito-urinaires. Annales de gynécologie. 1876.
70. v. Rapp, W., Untersuchungen über die Edentaten. Tübingen 1852.
71. Rathke, H., Beobachtungen und Betrachtungen über die Entwickelung der Geschlechtswerkzeuge bei den Wirbelthieren. Neue Schriften der naturforschenden Gesellschaft zu Danzig, Bd. I, 1825.
72. — Entwickelungsgeschichte des Menschen u. der Thiere. Leipzig 1861.
73. — Ueber die Bildung der Samenleiter, der Fallopi'schen Trompeten und der Gartner'schen Kanäle der Gebärmutter und Scheide der Wiederkäuer. Meckel's Archiv 1832.
74. Remak, Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbelthiere. Berlin 1855.
75. Robin, Organisation des chiroptères. Annales der sciences naturelles. Six. Série. Paris 1881.
76. Roederer, Icones uteri humani. 1759.
77. Rouget, Recherches sur les organs érectiles de la femme et sur l'appareil musculaire tubo-ovarien dans leurs rapports avec l'ovulation et la menstruation. Journal de la physiol. de Brown-Séquard. I, 1858.
78. Ruge, C., Ueber das untere Uterinsegment. 52. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Baden-Baden. Archiv für Gynäkologie XV, 1880.
79. — Ueber die Contractionen des Uterus in anatomischer und klinischer Beziehung. Zeitschrift für Geburtshülfe und Gynäkologie V, 1880.

80. Runge, M., Die Wirkung hoher und niederer Temperaturen auf den Uterus des Kaninchens und Meerschweinchens. Archiv für Gynäkologie Bd. XIII, 1878.
81. Sappey, Traité d'anatomie descriptive.
82. Schenk, Lehrbuch der vergleichenden Embryologie der Wirbelthiere. Wien 1874.
83. Schröder, Lehrbuch der Geburtshülfe. 10. Aufl. von Olshausen u. Veit. Bonn 1888.
84. Schwartz, Ch., Utérus; Anatomie. Dictionnaire de médicine et de chirurgie pratiques. XXXVII, 1885.
85. Sernoff, Zur Frage über die Entwickelung der Samenröhrchen, des Hodens und des Müller'schen Ganges. Centralblatt für die med. Wissensch. 1874.
86. Siebold und Stannius, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie.
87. Snow Beck, The structure of the uterus. Obstetrical.transact. Vol. XIII.
88. Spiegelberg, Experimentelle Untersuchungen über die Nervencentra und die Bewegung des Uterus. Zeitschrift für rationelle Medicin 1858.
89. Tourneux et Legay, Mémoire sur le développement de l'utérus et du vagin. Journal de l'anatomie et de la physiologie. 1884.
90. Tourneux und Hermann, Art. Utérus; Anatomie et Développement. Dictionnaire encyclopédique des sciences médicales. 1886.
91. Valentin, G., Handbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen etc. Berlin 1835.
92. Veit, J., Zur normalen Anatomie der Portio vaginalis uteri. Zeitschrift für Geburtshülfe und Gynäkologie Bd. V.
93. — Uterusmuskulatur in Müller's Handbuch der Geburtshülfe Bd. I. Stuttgart 1888.
94. Waldeyer, W., Eierstock und Ei. Ein Beitrag zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Sexualorgane. Leipzig 1870.
95. v. Wiedersheim, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie.
96. Williams, The mucous membrane of the body of the uterus. The obstetrical journal of Great Britain and Ireland III, 1875/76.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel IV.

Fig. 1. Querschnitt durch das Uterushorn der Maus. $^{20}/_{1}$. a Schleimhaut, b Ringmusculatur, c Längsmuskulatur, d Serosa, e Lig. latum, g Gefässe mit Blut.

Fig. 2. Querschnitt durch das Uterushorn der Katze. $^{8}/_{1}$. a Schleimhaut, b Ringmuskulatur, c Längsmuskulatur, d Serosa, e Lig. latum, g Gefässe der subserösen Zwischenschicht.

Fig. 3. Querschnitt durch die äusserlich vereinigten Hörner desselben Uterus. $^{8}/_{1}$. a die beiden Schleimhäute, b die Ringmuskel-

schichten, c die gemeinschaftliche Längsmuskulatur, d Serosa, e Lig. latum, g Gefässe der Subserosa.

Fig. 4. Querschnitt durch den einfachen Theil desselben Uterus. $^6/_1$. Bezeichnungen wie oben.

Fig. 5. Längsschnitt durch die Uterushorn-Tubengrenze des Schafes. $^5/_1$. L Lumen des Uterushorns, l Lumen der Tube, A Schleimhaut des Uterus, a der Tube, B Ringmuskulatur des Uterus, b der Tube, cc gemeinsame Längsmuskulatur, d Serosa, g Gefässe.

Fig. 6. Querschnitt durch das Corpus uteri des Macacus. $^4/_1$. a Schleimhaut, b Ringmuskulatur, c Längsmuskulatur, d Serosa, e Lig. latum, f Wolff'scher Gang, g Gefässe.

Fig. 7. Querschnitt durch das Collum desselben Uterus. $^4/_1$. Bezeichnungen wie 6.

Fig. 8[1]. Querschnitt durch das Corpus uteri des Neugeborenen. $^6/_1$. a Schleimhaut, b modificirte Ringmuskelschicht, d Serosa, e Lig. latum, f Wolff'scher Gang, g Gefässe.

Fig. 9. Querschnitt durch das Corpus uteri eines $2^1/_2$jährigen Mädchens. $^5/_1$. a Schleimhaut, b modificirte Ringmuskulatur mit Anlage der Gefässschicht, d Serosa, e Lig. latum, g Gefässe.

(Aus dem zoologischen Institute zu München.)

Untersuchungen über das centrale Nervensystem der Cladoceren.

Von

Dr. phil. et med. **Paul Samassa.**

Hierzu Tafel V, VI, VII.

Nachdem von den Forschern, die bisher das Nervensystem der Cladoceren untersucht hatten, einige Punkte nicht ganz aufgeklärt worden waren und auch die Schwierigkeit der Untersuchung mit den von ihnen angewendeten Methoden hervorgehoben wurde, so schien es mir einiges Interesse zu bieten, dieses

1) Die Muskulatur ist bei stärkerer Vergrösserung eingezeichnet.

Object mit den Mitteln unserer modernen Technik einer erneuten Untersuchung zu unterziehen. Versuche, die ich mit Methylenblau unternahm, führten zu keinem Resultat. Ich wendete mich daher hauptsächlich dem Studium von Schnittserien zu, obwohl auch diese Methode mich bezüglich des Ursprungs einiger Gehirnnerven, die entweder sehr fein sind oder einen complicirten Verlauf haben, im Stiche liess. Als ich mir dieses Mangels bewusst wurde, stand mir jedoch lebendes Material nicht mehr zur Verfügung; andererseits konnte ich auch nicht hoffen, hier weiter zu kommen wie meine Vorgänger, die ja diesen Punkt bereits auf das Eingehendste untersucht hatten. Als Conservirungsmittel leistete mir Osmiumessigsäure sehr gute Dienste; man erzielt damit eine sehr distinkte Graufärbung der Nervensubstanz, ohne die Tinctionsfähigkeit der Ganglienzellen zu beeinträchtigen.

Was die Dauer und Stärke der Einwirkung betrifft, so ist die individuelle Verschiedenheit ausserordentlich gross; ja, es sind sogar am selben Thiere gewöhnlich Bauchmark und Gehirn in ihrem Verhalten verschieden, so dass bald das eine, bald das andere besser conservirt erscheint. Eine systematische Durcharbeitung der Cladoceren in Bezug auf das Nervensystem lag nicht in meiner Absicht; ich zweifle nicht, dass eine solche, insbesondere eine Untersuchung der Lynceiden, noch manche interessante Thatsache zu Tage fördern würde.

Es ist mir eine angenehme Pflicht meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Hertwig, für die vielfache Anregung und für den lebhaften Antheil, mit dem er diese Arbeit verfolgte, auch an dieser Stelle meinen tiefgefühltesten Dank auszusprechen.

Herrn Privatdocenten Dr. Hofer bin ich für das liebenswürdige Entgegenkommen, durch das er mir das Arbeiten in jeder Weise erleichterte, gleichfalls zu Dank verpflichtet.

Sida crystallina, Straus.

Ich stelle die Beschreibung dieser Art voran, da dieselbe den phylogenetisch nächstverwandten Phyllopoden, wie mir scheint, am nächsten steht; die Betrachtung des Nervensystems dieser Form wird uns dann das Verständniss so aberranter Formen, wie Leptodora, erleichtern.

Das centrale Nervensystem aller Cladoceren lässt sich passend in folgende vier Theile eintheilen: Das Gangl. opticum, das Gehirn, die Schlundcommissuren und das Bauchmark. Die topographischen Beziehungen des Kopfnervensystems zum Bauchmark sind bei Sida wesentlich beeinflusst durch die steile Lage des Oesophagus. Die Verhältnisse sind nach in toto-Präparaten von Leydig bereits vortrefflich abgebildet, zur Orientirung kann jedoch auch Fig. 8 dienen, welche einen Sagittalschnitt, der gerade durch die Mitte des Thieres geht, wiedergiebt. — Wir sehen hier den Darm, der mit seiner dorsalen Wand die Decke des Kopfes erreicht; aus seiner ventralen Wandung entspringt der Oesophagus, der fast senkrecht zur Mundöffnung herabsteigt, welche von der mächtig entwickelten Oberlippe nach vorne hin abgegrenzt ist. Das Gehirn, das Sehganglion und das Auge sind auf den Raum vor dem Darm und Oesophagus angewiesen, und es ergiebt sich daraus die aus Fig. 8 leicht ersichtliche Thatsache, dass das Gehirn direkt unter, sogar etwas vor dem Sehganglion liegt, ein Verhältniss, das sich z. B. bei Daphnia umkehrt. — Infolge dessen haben auch die beiden Schlundcommissuren, welche aus dem unteren Theile des Gehirns entspringen und der ventralen Darmwand zustreben, eine stark schiefe Richtung, die übrigens nicht constant bleibt, sondern mehrere Biegungen besitzt. Das Bauchmark besteht aus zwei Längssträngen, die durch neun Quercommissuren verbunden sind. Erstere sind mit Ganglienzellen belegt, verlieren jedoch diesen Belag in der Gegend der letzten Fusspaare, verlaufen dann als einfache Nervenstränge zu beiden Seiten des Darmes, treten schliesslich auf die dorsale Seite und in zwei ansehnliche Ganglien, welche am Grunde der beiden Steuerborsten am Postabdomen liegen und eine Commissur besitzen. Die Form des Bauchmarks ist hauptsächlich beeinflusst durch die Bauchrinne, die offenbar für die Nahrungszufuhr eine grosse physiologische Bedeutung hat. Da die Bauchstränge zu beiden Seiten der Bauchrinne liegen und die Commissuren sie bogenförmig verbinden, so ist das Studium des Bauchmarkes einigermaassen erschwert, eine sichere Präparation ist wegen der Kleinheit des Objectes unmöglich, andererseits ist es wegen der starken Krümmung der Commissuren nicht möglich, die Bauchstränge mit den Commissuren auf einem Frontalschnitt zu erhalten; man ist hier daher auf die Reconstruction

von Querschnitten angewiesen. Da sich auch zur Schilderung der übrigen Verhältnisse Querschnitte als am brauchbarsten erweisen, so will ich zu der eingehenderen Beschreibung einer Querschnittserie übergehen, wobei ich mich jederzeit auch auf Sagittal- und Frontalschnitte beziehen werde.

Im ersten Schnitte, in dem wir den Opticus sehen, sind die Einzelaugen bogenförmig um denselben gestellt. Derselbe tritt von hinten in das Auge ein und ergiebt daher auf dem Querschnitte das Bild eines Spitzbogens, dessen Spitze nach vorne sieht und dessen Oeffnung dem Oesophagus zugewendet ist. Da es mehrerer Abbildungen von Querschnitten bedürfen würde, um dieses Verhältniss klarzulegen, so ziehe ich es vor, auf den Sagittalschnitt Fig. 8 zu verweisen. Wir sehen hier das Sehganglion (S. G.), aus dessen hinterer Hälfte der Opticus breit entspringt, um dann, etwas schmäler werdend, an den Retinulae zu enden. Zwischen den einzelnen Nervenfasern tritt hierbei allmählich immer dichter werdend Pigment auf. Fig. 1 zeigt einen Frontalschnitt aus dem dorsalen Theile, aus dem ersichtlich ist, dass der Opticus aus der ganzen Breite des Ganglions entspringt. Ueber das Sehganglion selbst geben Querschnitte wenig Aufschluss. Der erste Schnitt geht durch die obere Ganglienzellenschicht, der zweite und dritte durch die Punktsubstanz und die sie umgebenden Ganglienzellen des Randes, der vierte durch die untere Ganglienzellenschicht, woraus bei einer Schnittdicke von 10 μ die Höhe des Sehganglions mit 40 μ hervorgeht. Der Querschnitt hat ovale Gestalt mit einer leichten Einbuchtung an der Stelle, wo der Oesophagus daran stösst. Reconstruirt hat das Ganglion die Form einer platten Bohne. Mehr Aufschlüsse geben Sagittal- und Frontalschnitte, wie sie den Figg. 1 und 8 zu Grunde liegen. Der histologische Bau des Sehganglions steht bei den Cladoceren in ganz genauem Verhältniss zum mehr oder minder hoch entwickelten Baue des Auges. Während das Sehganglion von Daphnia im Vergleich zu den sicher ursprünglicheren Verhältnissen bei Sida bereits degenerirt erscheint, erreicht mit der höchsten Vollendung des Auges bei Bythotephes auch der Bau des Sehganglions seine höchste Complicirtheit. Die Differenzirungen beziehen sich dabei hauptsächlich auf die Punktsubstanz. Diese besteht bei Sida immer aus drei Schichten (o. M., m. M., u. M.). Die oberste und die unterste weisen eine dichtere Anordnung der

Punktsubstanz auf, die mittlere sie trennende Schicht stellt sich an mit Osmium geschwärzten Präparaten bedeutend heller dar und entspricht offenbar einer mehr lockeren Anordnung der Punktsubstanz. Dorsal und ventral gehen die obere und die untere Schicht in einander über, nicht aber an den beiden Seiten. Die Punktsubstanz des Sehganglions ist umgeben von Ganglienzellen, die meist in zwei Reihen angeordnet sind; doch treffen sich auf der dem Gehirn zugekehrten Seite auch drei Ganglienzellenreihen übereinander, lateral oft nur eine Reihe. Dieselben gehören dem kleinsten Typus von Zellen an, besitzen einen grossen Kern, während der Protoplasmaleib meist nicht zu erkennen ist. Sie sind durchaus unipolar. Was den Ursprung des Opticus aus dem Sehganglion anlangt, so sind die Verhältnisse hier nicht so klar wie bei Bythotrephes, immerhin lässt sich folgendes mit Sicherheit erkennen. Der grösste Theil der Opticusfasern entspringt aus den Ganglienzellen der oberen Schicht, daneben finden sich hauptsächlich in den hinteren Partien Fasern, welche durch die Ganglienzellenschicht hindurch an die Punktsubstanz treten, wo sie schon an der ersten Schicht enden, während sie bei Bythothrephes bis an die dritte Schicht zu verfolgen sind. Da das Nervensystem der Cladoceren sich bei der Conservirung als sehr wechselnd erweist, bin ich nicht sicher, ob dieses Verhalten nicht durch schlechte Conservirung vorgetäuscht wird; immerhin sind die direct an die Punktsubstanz herantretenden Fasern bei Sida viel zarter als bei Bithotrephes und Leptodora. Die Art des Abganges der Fasern, welche direct von den Ganglienzellen entspringen, ist in einigen Fällen in der Weise zu sehen, dass sich der Fortsatz der Ganglienzelle bald nach seinem Abgange theilt; die eine Faser tritt in die Punktsubstanz des Sehganglions, während die andere zu einer Opticusfaser wird. Meist ist die Faser, die zur Punktsubstanz tritt, stärker und daher deutlicher zu sehen. Immerhin gelingt es auch häufig, die Abzweigung der in den Opticus tretenden Faser mit starker Vergrösserung zu erkennen. Wahrscheinlich dürfte dieses Verhältniss die Regel darstellen.

Aus dem Sehganglion entspringen lateral in der Frontalebene die beiden Commissuren zum Gehirn, die ich als Sehcommissuren bezeichnen will. Dieselben (Fig. 1, O. C.) bestehen aus zwei Säulen von Punktsubstanz, die auf der äusseren Seite mit Ganglienzellen belegt sind; es handelt sich hier um eine Ver-

bindung der untersten Punktsubstanzschicht des Sehganglions mit der Punktsubstanz des Gehirnes, welche jedoch nicht durch ein nervenartig angeordnetes Bündel von Verticalfasern hergestellt wird, sondern durch Punktsubstanz, in der allerdings die Längsfasern überwiegen. Fig. 2 stellt einen Querschnitt in der Gegend der Commissuren dar. Auf der linken Seite ist die Commissur allein getroffen, während man rechts bereits die Eintrittstelle der Commissur in die Punktsubstanz des Gehirns wahrnimmt. Die lateralwärts und vorne liegenden Zellen stehen mit der Commissur in Verbindung, während die in der Mitte freiliegenden Zellen der oberen Decke des Gehirns angehören.

Der Verlauf der Umhüllungsmembran für Auge und Opticus muss hier im Zusammenhange besprochen werden. Wie aus Fig. 1 ersichtlich, entspringt bei 1 von der Körperwand eine Membran; dieselbe besitzt hier einige Kerne, die offenbar der Hypodermis angehören, die ich jedoch in das Bild nicht eingetragen habe, um es übersichtlicher zu erhalten. Diese Membran begleitet nun, oberhalb des Sehganglions hinziehend, den Opticus bis zur Stelle seiner Endigung an den Retinulae, schlägt sich dort um, um hierauf das ganze Auge zu überziehen. Sie bildet also einerseits die Opticusscheide, andererseits die Scheide für das Auge. Diese beiden Theile liegen natürlich von den Punkten 2 u. 2′ an fest aneinander; man erkennt nur an einem erhöhten Lichtbrechungsvermögen, dass man es mit zwei Membranen zu thun hat. Ich habe sie daher auch in der Zeichnung einfach dargestellt. Diese Membran dient aber gleichzeitig auch als Umhüllung für das Sehganglion. Man sieht in Fig. 1 zwischen Sehganglion und Gehirn den scharf hervortretenden Durchschnitt einer Membran, die jedoch hier, durch die Commissuren unterbrochen, mit der oberen Scheide keine Verbindung zeigt. In den folgenden Schnitten jedoch, wo die Commissuren bereits verschwunden sind, sieht man, wie die Membran, mit zahlreichen Kernen versehen, eine Strecke weit längs der Körperwand verläuft, dann jedoch unter das Sehganglion tritt, um sich an der anderen Seite in gleicher Weise an der Körperwand zu befestigen. Betrachten wir ferner Fig. 8, so sehen wir, wie diese Membran sich dorsal am Oesophagus befestigt und längs desselben nach oben verläuft, wobei sie wegen ihrer innigen Verbindung mit dem Oesophagus nur schwer zu erkennen ist. Aus diesen Beobachtungen ist es leicht, sich ein

Bild dieser Membran zu machen. Es handelt sich um einen häutigen Sack, der Auge und Opticus fest umschliesst und dadurch eine tiefe Falte bildet, die sich zwischen Auge und Opticus einschiebt. Seitlich an der Kopfwand und dem Oesophagus befestigt, besitzt er an seiner unteren Wand zwei dreieckige Einschnitte, welche die Durchtrittsstellen für die Sehcommissuren bilden. So dient diese Membran dem doppelten Zwecke, einerseits Auge und Opticus zu umhüllen, andererseits, das Sehganglion mit den darauf ruhenden Theilen suspendirt zu erhalten[1]).

Das Gehirn weist einen deutlich bilateralen Bau auf und besteht aus zwei birnförmigen Hälften, die durch eine breite Brücke mit einander verbunden sind. In der Punktsubstanz des Gehirns finden sich dichtere Anhäufungen derselben, die ich Markballen nennen will; dieselben zeigen grosse Gesetzmässigkeit in ihrem Auftreten, und es ist leicht, nach ihrer Lage die Regionen des Gehirns zu unterscheiden. Verfolgt man die Reihe der Querschnitte, so sieht man in dem der Fig. 2 folgenden die Quercommissur, die auf Fig. 2 auf der rechten Seite bereits zu sehen ist, die beiden Hälften bereits vollständig verbinden. Die Sehcommissuren sind in die beiden Hauptmarkballen (H. B.), wie ich dieselben nennen möchte, übergegangen. Da die Quercommissur sich dorsal befindet, so bleibt zwischen derselben ein Raum, der mit Ganglienzellen erfüllt ist. Hinter der Quercommissur finden sich nur mehr wenige Ganglienzellen. Bereits im zweitnächsten Schnitt finden sich dorsal keine Ganglienzellen mehr, während bereits der obere Rand der Schlundcommissur in denselben fällt. Die Punktsubstanz stellt hier eine H-förmige Figur dar, wie etwa die graue Substanz im menschlichen Rückenmarke. Die Hauptmarkballen haben die Form der Vorderhörner, während die Schlundcommissuren den Hinterhörnern ähneln. Zwischen den Markballen findet sich immer noch eine ansehnliche Menge von Ganglienzellen, während dorsal in der Mitte

---

1) Diese Darstellung weicht von derjenigen Grobbens (Entwickelungsgeschichte der Moina rectirostris. Wien, Arbeiten a. d. zool. Instit. II, 1879) wesentlich ab. Ohne hier auf den Bau des Auges näher einzugehen, will ich nur bemerken, dass ich weder eine der Kopfhaut innen anliegende zweite Membran noch irgend welche Häutungsproducte in dem Raum zwischen dem Auge und der Körperwand jemals beobachtet habe.

ein neuer Markballen auftritt, den ich den centralen (c. B.) nennen will. Den nächsten Schnitt stellt Fig. 3 dar. Wir finden in demselben dort, wo sich in den vorhergehenden Schnitten die Anhäufung von Ganglienzellen fand, das unpaare Auge (u. A.), das auf Punktsubstanz aufliegt, welche gleichsam landzungenförmig in die Masse der Ganglienzellen vorspringt; es stellt einen ovalen schwarzen Pigmentfleck dar, der nicht unmittelbar unter der Haut liegt, sondern auch vorne noch von Punktsubstanz umgeben ist. Hinter dieser Punktsubstanzbrücke, die zum unpaaren Auge führt, finden wir den centralen Markballen. Hinter demselben finden sich einerseits Fasern, welche die beiden Hauptmarkballen verbinden, andererseits solche zwischen den Schlundcommissuren. Diese Commissur der Schlundcommissuren (u. C.) gewinnt in den folgenden Schnitten immer mehr an Umfang. Der nächste Schnitt zeigt noch eine Spur des unpaaren Auges, an die Stelle der Punktsubstanzbrücke sind aber wieder Ganglienzellen getreten. Der centrale Markballen liegt jetzt zwischen den beiden Hauptmarkballen, die in diesem und im nächsten Schnitte ihr Ende erreichen. Den ganzen dorsalen Theil des Gehirns nimmt die Commissur zwischen den Schlundcommissuren ein, worunter ich natürlich nicht ein System von gestreckt verlaufenden Fasern verstehe, sondern jenen Theil der Punktsubstanz, der gegen die Hauptballen abgegrenzt sich direct in die Schlundcommissuren fortsetzt. Im nächsten Schnitte, den Fig. 4 wiedergiebt, überwiegen allerdings in derselben die direct von einer Seite zur anderen verlaufenden Fasern sehr, was aber in den vorhergehenden Schnitten nicht der Fall war. Fig. 4 zeigt ferner das Auftreten eines neuen Gebildes, des Centralkörpers (C. K.). Derselbe stellt einen schmalen, fast rechteckigen, gegen die Dorsalseite schwach abgebogenen Körper dar, der sich gegen die Umgebung sehr scharf abgrenzt. Er besteht aus einer dichten Anhäufung von Punktsubstanz und repräsentirt offenbar auch einen Markballen von eigenartiger Struktur. Als ein System von Faserzügen, welche, aus verschiedenen Richtungen kommend, durch ihn hindurchtreten sollen, kann ich ihn nicht ansehen, da er dann doch in irgend einer Richtung allmählich in diese Faserzüge übergehen müsste. Dieses ist aber nicht der Fall, da er auf Frontal- und Sagittalschnitten (Figg. 7 u. 8) dieselbe abgeschlossene Lage hat wie auf Querschnitten, womit natürlich nicht gesagt

sein soll, dass nicht einzelne Fasern an ihn herantreten. Es ist ferner auch die Lage des Centralkörpers keine einer solchen Durchkreuzung von Fasern günstige, da er nicht etwa in der Mitte der Punktsubstanz des Gehirns gelegen ist, sondern am Grunde: der nächste Schnitt geht bereits durch das untere Ganglienzellenlager hindurch und auch nach vorne trennt ihn nur eine kleine Schicht von Punktsubstanz vom vorderen Ganglienzellenbelag. Wir werden übrigens noch weitere Gründe gegen eine derartige Auffassung bei Bythotrephes und Leptodora finden. Ueber die Bedeutung des Centralkörpers kann ich mir keine Vorstellung bilden; die eigenthümlich dichte Anordnung der Punktsubstanz, die, wie wir von den höheren Krebsen her wissen, für das Centrum des Geruchsinnes so charakteristisch ist, könnte auf die Vermuthung führen, dass es sich um die Ursprungsstätte des Riechnerven handelt. Nachdem jedoch die Markballen, aus denen die Riechnerven entspringen, leicht und sicher nachzuweisen sind, so musste ich diese Vermuthung fallen lassen. Der Schnitt, den Fig. 4 abbildet, zeigt auf der linken Seite den Markballen (R. C.), aus dem der Nerv der Riechantenne entspringt; auf der rechten Seite zeigt ihn der nächste Schnitt, da die Schnitte nicht ganz genau die Querebene getroffen haben. In Fig. 4 fällt ferner eine Reihe starker Fasern auf, die ich mit Sicherheit als Nervenfasern anspreche, da man sie zum Theil an Ganglienzellen herantreten sieht. Der nächste Schnitt geht durch die Ganglienzellenschicht am Boden des Gehirns. In der Mitte desselben sehe ich zwei grosse Ganglienzellen (Figg. 6, 7, gr. Z.) mit deutlich umfangreichem Protoplasmaleib, während die dieselben umgebenden kleinen Ganglienzellen denselben nicht erkennen lassen. Ich glaube übrigens auch eine dritte Ganglienzelle gesehen zu haben, die sich durch bedeutendere Grösse auszeichnete; es würde dies dann eine vollständige Uebereinstimmung mit den Verhältnissen bei Branchipus ergeben[1]. Betrachten wir nun noch die Lagerungsverhältnisse im Gehirn auf Frontalschnitten (Figg. 1 u. 7), so sehen wir zu beiden Seiten die Hauptmarkballen, in der Mitte den centralen Markballen,

1) S. Claus, Untersuchungen über die Organisation und Entwickelung von Branchipus und Artemia. Arb. aus dem zool. Institut zu Wien Bd. II, 1886.

unter demselben den Centralkörper, zu unterst die beiden oben erwähnten und beschriebenen grossen Ganglienzellen, links davon das Riechcentrum. Man bemerkt ferner, dass sich an der oberen Seite einige grössere Ganglienzellen mit deutlichem Protoplasmaleib und multipolarem Charakter befinden. Charakteristisch für den Bau des Gehirns erscheint mir vor allem, dass die Hauptmarkballen von oben bis unten gleichmässig die symmetrischen Seitenlappen des Gehirns erfüllen, so dass man am Gehirn von Sida wohl sehr gut einen mittleren Theil und zwei Seitenlappen unterscheiden kann, während eine Gliederung in der Richtung von oben nach unten ohne Zwang nicht durchzuführen ist.

Verfolgen wir nun die Schlundcommissuren auf Querschnitten, so müssen wir uns vor Augen halten, dass wir entsprechend den verschiedenen Biegungen bald Querschnitte, bald Schiefschnitte derselben zu Gesichte bekommen. Unmittelbar unter, bezw. hinter dem Gehirn findet sich die Austrittsstelle der Nerven der zweiten Antenne; es findet sich hier ein Ganglion (Figg. 4 und 9), in dem Zellen des grösseren Typus der Commissur aussen und zum Theil sogar innen aufliegen. Diesen Ganglienzellenbelag kann man nicht als eine Fortsetzung der Ganglienzellenschicht des Gehirns betrachten, da dieselbe, wie aus Fig. 4 ersichtlich ist, durch eine Einschnürung an der Hinterseite des Gehirns, die durch die Muskel der Riechantennen ($M. A_1$) hervorgerufen wird, von den Ganglienzellen der zweiten Antenne scharf geschieden wird. Desgleichen hat das Ganglion, wie wir später sehen werden, nach hinten zu eine scharfe natürliche Grenze, so dass man mit vollem Recht von einem distincten Antennenganglion sprechen kann. Die Muskulatur der Antennen besitzt zwei verschiedene Nerven. Der eine tritt zu den Adductoren, die, ein mächtiges Muskelbündel bildend, von der Basis der einen Antenne zu der der anderen zwischen Darm und Oesophagus ziehen (Fig. 3, $M. A_2$), so dass der Nahrungstract gewissermaassen auf diesem Muskelbündel reitet. Der Nerv für diese Muskelgruppe tritt zuerst ab und hat natürlich einen sehr kurzen Verlauf, da er in die Antenne gar nicht eintritt. Der Nerv für die Abductoren (Fig. 9, $N. A_2$) tritt in die Antenne ein, in der der Haupttheil dieser Muskulatur liegt; er dürfte auch sensible Zweige abgeben. Zu Fig. 9 ist zu bemerken, dass sie einen Schnitt wiedergiebt, der in einem Winkel von ca. 30° zur Frontalebene geneigt ist; man sieht da-

her auf der rechten Seite bereits das Gehirn mit dem Riechcentrum angeschnitten, auf der linken Seite das Ganglion, aus dessen Punktsubstanz der Abductoremnerv entspringt. Der Verlauf der Schlundcommissuren weist bestimmte Beziehungen zu der Muskulatur auf, nach denen er sich leicht beschreiben lässt. Betrachten wir Fig. 5, so sehen wir am Oesophagus vier Muskel entspringen, von denen zwei ventral nach aussen verlaufen, zwei dorsal. Seitlich stösst der Muskel der Riechantenne an den Oesophagus und verbindet sich sogar äusserlich mit demselben; beobachten wir ferner, dass sich hinter dem Oesophagus noch der Adductor der Ruderantenne befindet, so sehen wir, dass die Commissuren sich in einem von diesen Muskeln eng begrenzten Raume befinden. In Fig. 5 liegt nun immer noch das Antennenganglion vor; besonders stark sieht man hier die direct durchgehenden Commissurenfasern hervortreten. Bereits im nächsten Schnitte haben diese vollständig die Oberhand gewonnen, und die Commissuren besitzen hier keinen Ganglienzellenbelag mehr. Es ist dies die oben erwähnte Abgrenzung des Antennenganglions nach der dorsalen Seite. Im nächsten Schnitte treten neuerdings Ganglienzellen auf, an die Stelle der Commissurfasern tritt Punktsubstanz, die zum Theil von zwei Reihen von Ganglienzellen umgeben ist, so dass es sich zweifellos um ein neues Ganglion handelt (Fig. 12, r. G.), das ich, da es an die Hinterseite des Oesophagus tritt, als retrooesophageales bezeichnen will. Dasselbe lässt sich durch vier Schnitte hindurch verfolgen und weist im dritten davon eine Commissur auf (Fig. 12, C.). Auf einem Sagittalschnitt (Fig. 13) sehen wir die Schlundcommissur (S. C.), die aus gestreckt verlaufenden Fasern besteht und sich nach unten aus später zu erörternden Gründen verschmälert; an dieselbe scheinbar nur angelegt sehen wir an der Ursprungsstelle der Oberlippe das retrooesophageale Ganglion in Form eines Dreieckes, dessen Basis von Ganglienzellen gebildet wird und der Commissur anliegt. Aus der Punktsubstanz desselben entspringt ein starker Nerv, der in die Oberlippe zieht und nach kurzem Verlaufe in ein neues Ganglion, das Oberlippenganglion, eintritt (O. G.). Dieses entsendet nun sensible Aeste in die Oberlippe, von denen einer mit einer langgestreckten Hypodermiszelle sich in Fig. 13 klar darstellt. Das Oberlippenganglion finden wir in Fig. 10 am Querschnitt getroffen. Fig. 12 ist nun leicht

verständlich; zu bemerken ist nur, dass der Schnitt, der etwas schief geführt ist, auf der linken Seite bereits unter den Boden der Kopfwand gerathen ist; daher ist die dicht anliegende Mandibel angeschnitten. Auf Frontalschnitten sehe ich einen feinen Nerven aus dem Ganglion austreten, der möglicher Weise zur Innervirung der Oesophagusmuskulatur dient; doch konnte ich denselben nicht verfolgen. Dass die Commissur zwischen den retrooesophagealen Ganglien nicht auf die Antennenganglien bezogen werden kann, ist aus Vorstehendem wohl klar, ganz abgesehen davon, dass eine so zarte Commissur den physiologischen Bedürfnissen der Antennenganglien gar nicht genügen könnte und wir andererseits am Grunde des Gehirns eine starke Commissur gefunden haben (Fig. 4 u. C.), die offenbar diesem Zwecke dient. Nach dem retrooesophagealen Ganglion verjüngen sich die Schlundcommissuren auf Sagittalschnitten auffallend (Figg. 13, 15). Diesem Verhalten entspricht auf Querschnitten eine bandartige Auffaserung und Auseinanderlagerung der Commissuren, die sich dadurch in der Medianlinie sehr nähern, was aus Fig. 10 erhellt, wo übrigens die Fasern dicker gezeichnet sind, als der Wirklichkeit entspricht, um sie mehr hervortreten zu lassen. Dieses eigenthümliche Verhalten scheint hauptsächlich durch das Andrängen der Mandibelmuskulatur bedingt zu sein, die so die der Körperwand eng anliegende Commissur gewissermaassen platt gedrückt hat.

Unmittelbar unter dieser Region endet die Schlundcommissur im Mandibelganglion (Fig. 15, Md. G.), das unter der Mandibel in der Vorwölbung, welche der Ansatz der Maxille bedingt, gelegen ist. Dasselbe besteht in einer Ansammlung von Ganglienzellen und einer Vorwölbung der Punktsubstanz an der ventralen Seite, während die direct nach abwärts verlaufenden Fasern sich an der dorsalen Seite befinden. Diese Form ist für die Bauchganglien überhaupt charakteristisch und findet sich ja auch in besonders excessivem Grade an dem retrooesophagealen Ganglion (Fig. 13). Hinter dem Mandibularganglion erkennt man eine leichte Anschwellung, die ich als Maxillenganglion deute (Mx. G.), doch fehlt diesem Ganglion eine Commissur. Die Commissur der Mandibelganglien befindet sich am oberen Ende derselben, also an der Eintrittstelle der Schlundcommissur, ein Verhalten, das hier durch mechanische Verhältnisse bedingt ist. Unmittelbar

unter der Commissur beginnt nämlich die Bauchrinne als tiefer und enger Spalt, der sich zwischen den Erhebungen, von denen die Maxillen entspringen, gebildet hat; da nun das Ganglion in der Basis der Maxille selbst liegt, so ist der Weg über der Bauchrinne für die Commissuren der nächste (s. Fig. 16, wo es sich bereits um das Maxillarganglion handelt); aus demselben tritt der Bauchstrang in bogenförmigem Verlauf zum Ganglion des ersten Fusses, das bereits dem Darme anliegt (Fig. 15). Zwischen den Maxillen ist die Bauchrinne mit langen Borsten besetzt (Fig. 16), was offenbar zur Nahrungszufuhr Beziehung hat. Wie aus Querschnitten zu ersehen ist, entspringt der Mandibelnerv seitlich aus dem Ganglion. Der Maxillennerv entspringt aus seinem Ganglion ventral.

Der Theil des Bauchmarks, der der Innervirung der Beine dient, besteht aus sechs den Beinpaaren entsprechenden Ganglienpaaren, die durch ebenso viele Quercommissuren mit einander verbunden sind. Doch ist zu bemerken, dass auch der zwischen den Ganglien liegende Theil des Bauchmarks einen continuirlichen Belag von Ganglienzellen aufweist, und die Ganglien nur in einer Ansammlung von Ganglienzellen und Punktsubstanz an der ventralen Seite des Bauchstranges bestehen (Figg. 14, 21). Die beiden Längsstränge liegen in den Längsleisten, von denen die Beine entspringen. Eine Ausnahme hiervon macht nur das Ganglion des ersten Beinpaares, das wenigstens in seinem oberen Theile an der Seite des Darmes liegt (Fig. 11), ein Verhalten, das dadurch bedingt wird, dass in der Gegend des ersten Beinpaares die Bauchrinne sehr breit ist und die Beine weiter seitwärts entspringen; daher zeigt dieses Ganglion auch auf dem Querschnitt eine kreisförmige Gestalt, während die anderen Ganglien seitlich comprimirt erscheinen. Die Commissur des ersten Ganglions ist von allen die breiteste und lässt sich durch vier Schnitte hindurch verfolgen. Hinter der Commissur tritt das Ganglion in die Fussleiste ein und giebt hier erst seine Nerven ab. Dieselben sind natürlich je nach ihrem Verlauf bald auf Querschnitten, bald auf Sagittalschnitten deutlicher. Mit Sicherheit konnte ich bei allen Ganglien vier Nerven beobachten: einen Nerv, der den höchsten Ursprung am Ganglion hat, in den Fuss eintritt und sich hier in zahlreiche Muskeläste auflöst (Fig. 14, O. N_3, o. N_4, Fig. 21, o. N_4, o. N_5, Fig. 20, o. N.). In Fig. 14 kann man

einen Zweig dieses Nerven am dritten Fuss bis in eine Endigung im Muskel (N. E.) verfolgen. Ein zweiter Nerv, den ich den mittleren Fussnerven nenne (m. N. Fig. 14, Fig. 21), entspringt unter dem vorigen aus einer Vorwölbung an der unteren Seite des Ganglions. Derselbe zieht an den unteren Rand der Fussinsertion und tritt hier in den Fuss ein. Der dritte Nerv (Fig. 14, F. 21 u. N.) entspringt gleichfalls an der unteren Seite des Ganglions. Der Ursprung dieses Nerven liegt im ersten Fussganglion, etwas hinter dem Ursprung des mittleren Fussnerven; in jedem weiteren Ganglion rücken sich die Ursprünge näher, bis im fünften Fussganglion die beiden Nerven gemeinsam aus dem Ganglion austreten. Dieser untere Nerv zieht an die Körperwand unter der Fussinsertion und ist ein Eintritt desselben in den Fuss bestimmt auszuschliessen. Etwas Genaues konnte ich über die Function der beiden letzteren Nerven nicht ermitteln, doch vermuthe ich, dass der mittlere Nerv die Endglieder des Fusses innervirt, da der obere sich bereits in der Basis ganz in seine Muskeläste auflöst; der untere dürfte der sensible Nerv der Bauchhaut sein. Auf Querschnitten findet man ferner noch einen seitlichen Nerven, der aus der unteren Seite des Ganglions entspringt, um die Längsmuskeln des Körpers herumbiegt und die Körpermuskulatur versorgt (Fig. 20, s. N.). Aus dem letzten Fussganglion tritt ein Nervenstrang, der keinen Beleg von Ganglienzellen besitzt und sich um den Darm herum auf die dorsale Seite schlägt (Fig. 18, N.). Von diesem Strange tritt, nachdem er schon dorsal liegt, ein Nerv ab, der zum After hinzieht (Fig. 22, A. N.). Er selbst tritt am Grunde der Steuerborsten in ein ziemlich ansehnliches Ganglion ein, das sich durch mehrere Schnitte verfolgen lässt und auch eine Quercommissur besitzt. Dasselbe ist in Fig. 19 (B. G.) dargestellt. Es liegt den Sehnen, welche an die Borste herantreten, dicht an, so dass eine äussere Grenze nicht zu ziehen ist. Doch ist aus dem histologischen Verhalten zu ersehen, dass der mediale Theil dem Ganglion entspricht, während der laterale aus Sehnen besteht. Eine allgemeine Uebersicht über den Bauchstrang giebt die schematische Fig. 22.

Wenn ich das Gefundene kurz zusammenfasse, so handelt es sich um ein retrooesophageales Ganglion, welches einen Nerv zum Oberlippenganglion abgiebt, mit einer Commissur, ein Mandibelganglion mit Commissur, ein Maxillenganglion ohne solche,

sechs Fussganglien mit je einer Commissur, endlich das dorsale Steuerborstenganglion, gleichfalls mit einer Commissur.

Daphnia sima, O. F. Müller.

Vom Genus Daphnia stand mir leider nur die in der Umgebung von München gemeine Daphina sima zur Verfügung, die sich einerseits wegen ihrer geringen Grösse als ein ungünstiges Untersuchungsobject erwies, andererseits der mir bei den übrigen Cladoceren so brauchbaren Conservirung mit Osmium-Essigsäure einen beharrlichen Widerstand entgegensetzte. Immerhin gelang es mir auch hier die wesentlichsten Punkte klarzustellen.

Der allgemeine Habitus und die topographische Lage des Nervensystems steht hier nicht unter jenem raumbegrenzenden Einflusse, wie er für Sida so charakteristisch ist. — Die Verlaufsrichtung des Oesophagus ist eine auffallend wechselnde, nähert sich oft sehr der horizontalen, während er in anderen Fällen stark gegen den Darm ansteigt. Doch erreicht dies nie jenen hohen Grad wie bei Sida und hat daher auch auf die Lage des Gehirns wenig Einfluss. Die Schlundcommissuren sind in keiner Weise durch Muskulatur an die Körperwand angepresst, und die Bauchrinne hat nicht die schmale und rechteckige Form wie bei Sida; die Beine entspringen mehr lateral, so dass die Ganglien des Bauchstranges nicht in den Fussleisten liegen, sondern frei unter dem Darme. Die Commissuren liegen in gleicher Ebene mit den Ganglien, so dass man auf Frontalschnitten die Bauchstränge mit den Commissuren erhalten kann, was die Untersuchung sehr erleichtert. Das Gehirn mit dem Sehganglion liegt über dem Oesophagus vor den paarigen Blinddärmen, bedeutend hinter dem Auge.

Das Sehganglion (Fig. 23, S. G.), das die obere Fläche des Gehirns nicht bedeckt, liegt auf der dorsalen Seite dem Gehirn auf und ist hier sehr ausgesprochen paarig. Es besteht aus zwei vollständig kugeligen Ballen von Punktsubstanz, welche in der Mitte aneinander stossen, ohne jedoch, soweit ich beobachten konnte, Fasern auszutauschen. Die Punktsubstanz ist von Ganglienzellen umgeben, die meist in einfacher, zum Theil auch mehrfacher Reihe angeordnet sind. An der dorsalen Seite des Ganglions treten aus jeder Hälfte getrennt die Opticusfasern aus, die daher unmittelbar nach ihrem Austritte einen dreieckigen

Spalt zwischen sich lassen. Doch treten sie bald zusammen und ziehen nach vorne gegen das Auge, in das sie von hinten eintreten. Die Fasern sind auffallend dick. In der Punktsubstanz konnte ich keinerlei Struktur entdecken, die derjenigen bei Sida entsprechen würde.

Zwei Commissuren verbinden die beiden Hälften des Sehganglions mit dem Gehirn. Dieses hat bei seitlicher Ansicht eine viereckige Gestalt. Die symmetrische Zusammensetzung spricht sich hier mehr in seinem oberen Theile aus, wo eine tiefe Einsenkung die beiden Hälften scheidet, während sie in ihrem unteren Theile in einen sich vorne vorwölbenden Bogen in einander übergehen (Figg. 24, 25). Von Markanhäufungen treten die beiden Hauptmarkballen besonders hervor. Desgleichen findet sich der Centralkörper in ähnlicher Gestalt und nach allen Seiten hin gut abgegrenzt, wie bei Sida. Auch den über dem Centralkörper gelegenen centralen Markballen finde ich angedeutet. Das unpaare Auge zeigt eigenthümliche Verhältnisse. Es geht nämlich von der Mitte des Gehirns, in dessen oberem Theile (Fig. 27) ein schmaler Streifen von Pigment aus, der in der Nähe der Haut zu einem kolbenförmigen Gebilde anschwillt, welchem zwei Krystallkörper eingelagert sind. An diesen Kolben tritt aus dem unteren Theile des Gehirns ein bogenförmiger Zug von Punktsubstanz (Fig. 26, l. N.) heran. Dieser Bogen giebt eine Reihe von Fasern an die Körperwand ab und kann seiner ganzen Beschaffenheit nach nur als ein vorgelagerter Theil des Gehirns angesehen werden. Wenn es nun auch nahe liegt, denselben mit dem medianen Vorsprung der Punktsubstanz, auf dem bei Sida das unpaare Auge liegt, zu homologisiren, so lässt sich doch auch die Schwierigkeit des so weit herabgerückten Ursprungs nicht verkennen. Am vorderen Ende des unpaaren Auges sehe ich zwei längliche Zellen, in denen ich den Ursprung des Frontalnerven vermuthe (Fig. 26, F. N.). Der Riechnerv (Fig. 28, R. N.) entspringt in ähnlicher Lage wie bei Sida im unteren Theile aus dem vorne gelegenen Riechcentrum (R. C.) und verläuft in sanfter Steigung zur Riechantenne. Der Nackennerv (Fig. 23, N. N.), den ich bei Sida trotz seiner zweifellosen Existenz nicht nachweisen konnte, besitzt bei Daphnia sein Centrum in einem an der oberen und dorsalen Seite gelegenen Markballen. Er tritt seitlich aus dem Gehirne aus, um in nahezu verticaler

Richtung zum Nacken aufzusteigen. Die eingefallene Körperwand in Fig. 23 ist natürlich Kunstproduct.

Die beiden Schlundcommissuren treten wie bei Sida aus dem hinteren Theile des Gehirns und besitzen nur an den Stellen, von denen die beiden Nerven für die Ruderantenne abgehen, Ansammlungen von Ganglienzellen (Fig. 30). Der obere dieser beiden Nerven ist stärker, entspringt unmittelbar nach dem Austritte der Commissuren aus dem Gehirne und tritt in die Antenne ein. Der untere schwächere Nerv entspringt bedeutend tiefer. Zu Fig. 29 ist zu bemerken, dass der Schnitt von der Frontalebene etwas abweicht, so dass auf der rechten Seite bereits die Hinterwand des Gehirns angeschnitten ist. Man beachte auch, dass wir uns in diesem Schnitte bereits zwei Schnitte hinter der Mundöffnung befinden, und daher der Oesophagus, der in diesem Falle einen sehr steilen Verlauf nimmt, nahe seiner Einmündungsstelle in den Darm getroffen ist. Ueber das Kopfnervensystem gelang es mir auch einige entwickelungsgeschichtliche Aufklärung zu gewinnen. Am Embryo (Fig. 29) sieht man die paarigen Augen (A.), in denen sich bereits Pigment abgelagert hat. Unter denselben eine Anhäufung von kleinen Zellen und als erste Anlage des Gehirns eine quere Commissur (G. A.); von derselben geht auf der linken Seite ein Augennerv ab, der seitlich an das Auge herantritt; nach unten sieht man längs des steil nach abwärts ziehenden Oesophagus die beiden Schlundcommissuren verlaufen, von denen über der Mundöffnung je ein Antennennerv abgeht.

Hinter dem Oesophagus gestalten sich die Verhältnisse genau so wie bei Sida. Ein stark vorspringendes Ganglion (Figg. 28 u. 31 v. G.), das mit dem der anderen Seite durch eine Commissur verbunden ist (Fig. 30 r. C.), entsendet einen Nerven zum Oberlippenganglion (O. G.). Da auch die beiden Oberlippenganglien durch eine Commissur mit einander verbunden sind, so bildet sich um den Mund herum ein förmlicher Nervenring. Von dem Oberlippenganglion strahlen Nerven aus, die in feinen Sinneshaaren an der Spitze der Oberlippe enden. Vom retro-oesophagealen Ganglion aus zieht die Schlundcommissur etwas nach hinten zum Mandibelganglion (Fig. 32 Md. G.), das in der Basis der Maxille liegt. Der Nerv zur Mandibel tritt seitlich aus, der Nerv zur Maxille unter demselben, aber vorne. Die Commissur liegt am oberen Ende des Ganglions über der hier beginnenden Bauch-

rinne; bisher also durchaus ähnliche Verhältnisse wie bei Sida. Als Unterschied ist jedoch zu bemerken, dass sich keinerlei Anschwellung findet, die man als Maxillenganglion deuten könnte.

Aehnlich wie bei Sida macht der Bauchstrang eine dorsale Biegung, um erst in der Gegend des ersten Beinpaares unter den Darm zu gelangen. Das Bauchmark (Figg. 33, 34) von Daphnia unterscheidet sich sehr wesentlich von dem von Sida, indem es eine hochgradige Vereinfachung erfahren hat. Es besteht nämlich aus zwei Fasersträngen, welche allseitig mit Ganglienzellen bedeckt sind. Während wir nun bei Sida jedem Fusspaare entsprechend eine deutliche Anschwellung an der ventralen Seite des Bauchstranges sahen, finden sich hier nur an den Austrittsstellen der Nerven mehr Ganglienzellen angehäuft. Dieselben entspringen jedoch für das erste und zweite Fusspaar ganz getrennt aus dem Bauchstrange, so dass hier jedem Fuss mehrere derartige kleine Anschwellungen entsprechen. Erst beim dritten und vierten Fusspaare macht sich eine grössere Concentration der Nervenaustrittsstellen bemerkbar (Fig. 34), so dass man hier schon eher von Ganglienanschwellungen sprechen kann. Das letzte Ganglion (Fig. 34, G. F_5) ist bereits vollkommen gesondert und durch den Bauchstrang, der hier stark verdünnt ist und fast gar keine Ganglienzellen besitzt, mit dem vorherigen verbunden. Ein ähnlich unregelmässiges Verhalten weisen auch die Commissuren auf. Es finden sich im Bereiche des ersten Beinpaares drei, in dem des zweiten Paares zwei Commissuren, die Ganglien des dritten und vierten Beinpaares besitzen je eine, während ich beim Schlussganglion keine auffinden konnte. In den Commissuren finden sich auch Ganglienzellen; in Fig. 33 und 34 insbesondere in der ersten, zweiten und sechsten, doch scheint dieses Verhalten kein gesetzmässiges zu sein.

Was schliesslich die Nerven anlangt, so treten dieselben entsprechend der lateralen Insertion der Beine auch lateral aus und nicht ventral wie bei Sida. Der seitliche Nerv (s. N.) sowie der obere und mittlere (o. N., m. N.) sind auch hier mit ganz ähnlichen Functionen wie bei Sida leicht nachzuweisen (Fig. 34). Der untere Nerv ist mir entgangen, was wohl mit seiner Zartheit und seinem Verlaufe in Zusammenhang steht. Den Nerv, der zu den Steuerborsten zieht, habe ich gleichfalls aus dem Schlussganglion treten sehen. Doch konnte ich über seine Endi-

gung an den Borsten keine Beobachtungen machen, da das Object hierzu zu ungünstig ist.

Bythotrephes longimanus, Leydig.

Wie dem ganzen Aeusseren von Bythotrephes die bei ihm von allen Cladoceren am weitesten vorgeschrittene Entwickelung des Auges ihr Gepräge verleiht, so ist auch das centrale Nervensystem davon am meisten beeinflusst. Das Sehganglion bildet hier den weitaus massigsten Theil desselben und übertrifft das Gehirn bei weitem. Die Lagebeziehungen dieser Theile sind wesentlich bedingt durch die mehr oder weniger stark ausgebildete Nackenbeuge. Hierin giebt es alle Uebergänge: in einigen wenigen Fällen liegt der Kopf in derselben Achse wie der Rumpf des Thieres; derartige Objecte sind daher zum Studium von Querschnitten sehr geeignet. Es kann aber auch die Kopfachse mit der Rumpfachse alle Winkel bis zum rechten bilden. In diesem letzteren extremen Falle bekommt man daher bei Frontalschnitten durch den Rumpf Querschnitte durch den Kopf und umgekehrt. Am Bauchmark ist ferner bemerkenswerth, dass das Mandibelganglion hart an das retro-oesophageale herantritt, dagegen vom Bauchmarke der Beingegend durch eine lange Commissur, die keinen Ganglienzellenbelag besitzt, geschieden wird.

Das Sehganglion hat die Gestalt einer ovalen, gegen das Auge zu convexen Platte; mit seiner ventralen Seite liegt es über dem Gehirne wie ein überhängendes Dach (Fig. 38). Dorsal, wo die Commissuren zum Gehirne entspringen, zeigt es auf der unteren Seite eine kuppenförmige Hervorwölbung. Um den histologischen Bau desselben zu verstehen, muss ich hier den Rahmen, den ich mir gesteckt, überschreiten und auf den Bau des Auges eingehen, dessen interessante Verhältnisse bisher noch nirgends genau beschrieben wurden. Wir sehen auf dem Bilde eines Sagittalschnittes (Fig. 36) zwei Gruppen von Einzelaugen: eine keilförmige und eine kugelförmige. Im keilförmigen Abschnitte, der dem Sehganglion zunächst liegt, sind die Rhabdome mit Pigmentbechern und die Krystallkegel zu ausserordentlicher Länge entwickelt und reichen bis an den vorderen Rand des Auges. Die Enden der Pigmentbecher liegen alle in einer Kreislinie. Die Krystallkegel haben gleichfalls eine ausserordentliche Länge und werden durch eine bindegewebige Platte (S. P.) gestützt, welche

vom Bindegewebe des Kopfes entspringt und bogenförmig in gleichmässigem Abstande von den Enden der Pigmentbecher nach vorne zieht und sich hier an der Hüllmembran des Auges befestigt. Durch diese Stützplatte treten die Krystallkegel hindurch; sie sind der dorsalen Seite des Thieres zugewandt und dienen zur Aufnahme der Eindrücke, die das Thier von hinten empfängt. Der Durchschnitt des kugelförmigen Theils stellt sich in Fig. 36 als ein Kreissegment dar, dessen Sehne das Einzelauge des keilförmigen Teils bildet, dem es aufliegt. Die Pigmentbecher haben eine constante Länge, welche etwa ein Drittel der vorerwähnten beträgt. Die Länge der Krystallkegel nimmt von hinten nach vorne zu allmählich ab und die hinteren treten noch durch die Stützplatte. Das Studium von Embryonen ergiebt, dass in sehr frühen Stadien, wo im Auge noch kein Pigment abgelagert ist, alle Einzelaugen gleiche Länge besitzen und im Kreise angeordnet sind, ebenso wie beim ausgewachsenen Thiere diejenigen der kugelförmigen Zone. Bald aber bekommen die dorsalen Einzelaugen im Wachsthum das Uebergewicht, bis sie endlich den vorderen Augenrand erreichen. Es begreift sich, dass dadurch die Einzelaugen der vorderen Partie immer mehr in die Höhe gehoben werden und dadurch das Missverhältniss zwischen dem grossen Raum, den die wenigen Einzelaugen des keilförmigen Abschnittes einnehmen, im Vergleich zu dem der zahlreichen des kugelförmigen, immer grösser wird.

Zu den Augen des keilförmigen Abschnittes treten nun die Nervenfasern aus dem vorderen Theil der ventralen Hälfte des Sehganglions (Fig. 36, 38 v. O.), der Nerv für den kugelförmigen Abschnitt hingegen entspringt aus der ganzen dorsalen Hälfte desselben (Fig. 36, 38 h. O.). Derselbe tritt zwischen den Pigmentbechern der keilförmigen Schicht hindurch, um an die Retinulae des kugelförmigen Abschnittes zu gelangen. Dieses Verhältniss, das zwar auch aus dem Sagittalschnitt der Fig. 36 ersichtlich ist, wird besonders klar aus dem Frontalschnitte, den Fig. 37 darstellt: wir sehen den Pigmentbecher der kugelförmigen Schicht, welche die keilförmige allseitig umgiebt, in der Längsrichtung durchschnitten, während diejenigen der keilförmigen quer getroffen sind. Zwischen diese hindurch treten Bündel von Nervenfasern, welche sich baumförmig verzweigen, so dass an jedes Rhabdom eine Primitivfaser tritt. Die Nerven sind von ihrem

Eintritt in das Auge an von Pigmentscheiden umhüllt. Mit diesen Eigenthümlichkeiten des Baues des Auges steht der Bau des Sehganglions im engsten Zusammenhange. Dasselbe setzt sich aus einer ventralen (Fig. 36 v. A.) und einer dorsalen (Fig. 36 d. A.) Hälfte zusammen, welche einen histologisch sehr verschiedenen Bau zeigen. Zwar zieht sich durch das ganze Ganglion jene Scheidung der Punktsubstanz in drei Schichten, die wir bereits bei Sida kennen gelernt haben, eine obere und untere dichtere, eine mittlere lockerere. Die obere Schicht hat hier jedoch eine weitere Differenzirung erreicht. Im ventralen Abschnitt sind in ihr drei Züge von dichterer Punktsubstanz angedeutet, die durch zwei hellere Züge von einander getrennt werden. Die Punktsubstanz ist hier von zwei bis drei Reihen kleiner Ganglienzellen umgeben, die jedoch vorne eine Lücke lassen; auch die obere und untere Schicht der Punktsubstanz gehen hier nicht in einander über. Die Sehfasern, die jedoch nur aus dem vordersten Theil des ventralen Abschnittes austreten, lassen sich zum Theil durch die obere und mittlere Markschicht bis an die untere verfolgen, wo sie sich in der Punktsubstanz aufzulösen scheinen. Ein Theil der Fasern tritt aber jedenfalls bereits an die Ganglienzellen der oberen Schicht, sowie auch von diesen Zellen aus Fasern an die untere Markschicht ziehen. Die Fasern erreichen nie die Stärke wie im hinteren Abschnitte des Ganglions. In diesem (Fig. 36 d. A.) ist der Punktsubstanzkern weitaus grösser als im vorderen und erreicht stellenweise die Höhe wie im ventralen Theile die Punktsubstanz und der untere Ganglienzellenbelag zusammengenommen. Diese Vermehrung der Punktsubstanz wird zum Theile durch eine etwas breitere mittlere Schicht bewirkt, hauptsächlich aber durch die Vergrösserung der oberen. Diese wiederholt gleichsam den Bau des ganzen Sehganglions, indem sie gleichfalls aus einer dichteren oberen und unteren und aus einer lockereren mittleren Schicht besteht. Die Ganglienzellen dieses Abschnittes sind an der dem Auge zugekehrten Seite grösser als im ventralen Theile. Doch erreichen besonders in der Gegend der Sehcommissuren auch die unten gelegenen Ganglienzellen dieselbe Grösse und denselben Charakter (Fig. 38). Bei geeigneter Conservirung (Fig. 35) sieht man den grossen Protoplasmaleib dieser Zellen sehr deutlich. Die Opticusfasern treten auch hier durch die Ganglienzellendecke, die obere und

mittlere Markschicht an die untere heran, einige Fasern konnte ich aber direct durch die untere Ganglienzellenschicht hindurch in die Sehcommissuren eintreten sehen. Für das Verhalten dieser durchtretenden Fasern erweist sich ein Querschnitt (Fig. 35) sehr lehrreich; derselbe bleibt natürlich wegen der Wölbung des Ganglions nicht durchaus in einer Schicht. Wir sehen in demselben die durchtretenden Fasern (d. F.) als schwarze Punkte in Lücken der umgebenden Punktsubstanz. Man sieht, dass die Nervenfasern im vorderen Theile dünner, die Lücken kleiner, hingegen viel zahlreicher sind. Im dorsalen Abschnitt liegen die Lücken in viel grösseren Abständen, sind grösser und besitzen derbere Nervenfasern in ihrer Mitte. Ob der Rand einer Lücke wirklich einer Nervenscheide entspricht, in der der Nerv flottirt, oder ob es sich um ein durch Schrumpfen des Nerven verursachtes Kunstprodukt handelt, muss ich dahingestellt sein lassen.

Betrachten wir nun die Verhältnisse des Sehganglions und des Auges im Zusammenhange, so ist es höchst wahrscheinlich, dass bloss die aus dem dorsalen Abschnitte des Ganglions entspringenden Fasern dem Opticus von Sida und Daphnia homolog sind, der ja auch in dieser Region seinen Ursprung nimmt. Die aus dem vorderen Theile entspringenden Fasern müssen wir als etwas Neues betrachten, das durch den eigenthümlichen Bau des Auges bedingt ist. Denn dass diese Verhältnisse etwa dadurch entstanden sein könnten, dass die im Embryo paarig angelegten Augen im Laufe der Entwickelung eine Drehung erfahren hätten, so dass schliesslich das eine Auge nach vorne, das andere nach rückwärts gelangt wäre und der vordere und hintere Sehnerv somit den beiden symmetrischen Sehnerven in der ersten Embryonalanlage entsprächen, lässt sich deshalb nicht annehmen, weil wir in der Entwickelung eine Andeutung einer derartigen Drehung nicht finden und die beiden Sehcommissuren, welche dieselbe doch mitgemacht haben müssten, ihre normale symmetrische Stellung ganz ebenso wie bei Sida bewahrt haben. Ein Anklang an die Durchkreuzung der Sehnervenfasern, wie sie für Insekten und Malacostracen so charakteristisch ist, lässt sich aber nicht verkennen: denken wir uns nämlich, dass die langen Einzelaugen des keilförmigen Abschnittes auf die normale Grösse reducirt, hierbei aber nach wie vor vom vorderen Theile des Sehganglions innervirt würden, so würden diese Fasern mit den

Fasern des hinteren Opticus ein Chiasma bilden, ähnlich demjenigen höherer Arthropoden. Ja es müsste dieses Chiasma auch in der Entwickelung von Bithotrephes in jenem Stadium auftreten, wo alle Einzelaugen noch gleichmässig entwickelt sind. In demselben liegt jedoch das Sehganglion dem Auge so dicht an, dass es mir nicht gelang zu entscheiden, ob Fasern schon vorhanden sind oder nicht. Den Zweck der eigenthümlichen Anordnung der Einzelaugen vermuthe ich in Folgendem: Die langen Einzelaugen des keilförmigen Abschnittes besitzen infolge des grösseren Durchmessers ihrer Crystallkegel ein viel grösseres Gesichtsfeld, als die kurzen Augen des kugelförmigen Abschnittes. Es ergiebt sich also, dass nach hinten zu durch wenige lange Einzelaugen ein ebenso grosses Gesichtsfeld beherrscht wird wie durch viele kurze. Andererseits leuchtet ein, dass dadurch, dass die Lichteindrücke eines viel grösseren Bezirkes durch ein Einzelauge in einen Nervenreiz umgesetzt werden, die Schärfe der Wahrnehmung wesentlich beeinträchtigt ist. Nehmen wir jedoch an, dass das Thier nur von den rückwärts nahenden Feinden, die doch eine beträchtlichere Grösse haben müssen, als es selbst, benachrichtigt zu werden braucht, während es vorne und seitlich auf ein Erkennen der jedenfalls kleineren Beute angewiesen ist, so sehen wir in diesem Auge das Problem mit einer gegebenen Anzahl von Einzelaugen ein möglichst grosses Gesichtsfeld zu beherrschen und dabei auch noch den Lebensbedürfnissen des Thieres in Bezug auf Sehschärfe Rechnung zu tragen, in der vollkommensten Weise gelöst. Eine genaue physiologische Untersuchung wird hier gewiss noch sehr interessante Details zu Tage fördern.

An den Sehcommissuren ist bemerkenswerth, dass dieselben keine directe Verbindung zwischen der Punktsubstanz des Gehirns und derjenigen des Sehganglions herstellen, sondern aus der Ansammlung von Ganglienzellen an der unteren Seite des Sehganglions entspringen (Fig. 37, 38 O.C.). Jedoch kann man einige von den derberen Opticusfasern durch die Ganglienzellen hindurch in die Commissuren eintreten sehen. Die Punktsubstanz des Gehirns ist im Wesentlichen ähnlich angeordnet wie bei Sida. In den Hauptmarkballen fällt eine hintere Partie auf, die hauptsächlich derbere Fasern führt, die eine Fortsetzung der Sehcommissuren sind (Fig. 38). Der Centralkörper rückt hier

ganz an die Vorderwand des Gehirns, und liegen vor demselben keine Ganglienzellen (Fig. 38, 39 C. K.). In Folge dessen liegt der centrale Markballen nicht so sehr über als hinter ihm. An der oberen Seite des Gehirns ragt der Ganglienzellenbelag sehr tief in die Punktsubstanz hinein (Fig. 37), so dass es auf Querschnitten häufig den Anschein gewinnt, als ob einzelne Zellen mitten in der Punktsubstanz lägen (Fig. 39). An Bythotrephes gelang es mir auch, den Nerven für die Augenmuskel zu finden (Fig. 39 A. M. N.), der hier entsprechend der stärkeren Entwickelung der Augenmuskel ansehnlicher ist. Der Riechnerv entspringt an gewohnter Stelle trotz der hoch nach oben gerückten Riechantenne. Ueber einen Nackennerv konnte ich nichts ermitteln.

Durch zwei Muskeln der Oberlippe wird das Gehirn an seiner Basis in die zwei Schlundcommissuren getheilt (Fig. 40), welche sehr mächtig sind und eine Abgrenzung gegen das Gehirn nicht haben. Die Commissur ist mit auffallend grossen Ganglienzellen belegt und schwillt alsbald zum Ganglion der zweiten Antenne an, das in der gewöhnlichen Weise zwei Nerven an dieselben abgiebt, die hier sehr nahe beisammen entspringen (Fig. 42). Das Antennenganglion reicht weit nach unten, so dass es in der Gegend, wo ventral bereits das retro-oesophageale Ganglion der Commissur aufliegt, dorsal und seitlich noch immer zu bemerken ist (Fig. 38, 41). Da auf das retro-oesophageale Ganglion unmittelbar das Mandibelganglion folgt, so hat das Nervensystem hier ein concentrirtes und gewissermassen übereinandergeschobenes Aussehen. Das retro-oesophageale Ganglion (Fig. 41) hat dieselbe Lage wie bei Sida und besitzt eine Commissur. Knapp um den Oesophagus herum verlaufen die Oberlippennerven, die vor dem Oesophagus einen Beleg von Ganglienzellen besitzen, so dass man hier eigentlich nur von e i n e m Oberlippenganglion sprechen kann, aus dem seitlich die Nerven entspringen (O. N.), die in ihrem Verlaufe auch wiederum Ganglien aufweisen. Aus Fig. 41 geht besonders klar hervor, wie sehr das retro-oesophageale Ganglion von der Schlundcommissur geschieden ist, so dass die retro-oesophageale Commissur nur auf ersteres bezogen werden kann. Dicht bei diesen und zwar mehr hinter als unter derselben befindet sich die Commissur des Mandibelganglions. Letzteres (Fig. 44) liegt in der Basis der Mandibel selbst, da ja bei Bithotrephes die Maxille auf einen Stummel, der eine Borste trägt,

reducirt ist. Die hohe Lage der Commissur lässt sich auch hier durch die tiefe Spalte, welche in der Mittellinie die Ansätze der Mandibeln trennt, erklären. Am unteren Ende des Ganglions entspringt der Nerv (M. N.), der horizontal in die Mandibel verläuft. Vom Mandibelganglion aus zieht ein einfacher Nervenstrang (Fig. 38, 43) zu den Fussganglien und zeigt auch unter der Maxille keinerlei Anschwellung oder Ganglienzellenbelag. Die Ganglien der Fusspaare bilden starke cylindrische Stränge, welche auch an den Austrittsstellen der Nerven fast keine Anschwellung besitzen. Entsprechend der Zahl der Fusspaare finden sich vier einfache Commissuren; in der Gegend derselben entspringt der Seitennerv, etwas unter derselben die beiden Nerven für den Fuss; da die Bauchstränge schon unter dem dritten Beinpaare ihr Ende erreichen, so findet sich hier bereits die Commissur des vierten Beinpaares; die Nerven derselben entspringen am Ende des Bauchstranges und verlaufen in der Richtung desselben gegen den vierten Fuss. Die Fussganglienkette von Bythothrephes ist offenbar schon als ziemlich concentrirt zu betrachten.

Leptodora hyalina, Lilljeborg.

Dass bei Leptodora der eigenthümlichen Körperbildung entsprechend auch das Nervensystem eine Umgestaltung erfahren würde, liess sich wohl erwarten. Das Ganglion opticum und das Gehirn liegen unmittelbar unter dem Auge. Entsprechend der ausserordentlichen Länge des Kopfes sind auch die Schlundcommissuren sehr gestreckt; dieselben sind auffallend schwach. Unter dem Oesophagus finden sich die Ganglien der zweiten Antenne und der Mandibel, die der Schlundcommissur fast an gleicher Stelle dorsal und ventral aufsitzen (Fig. 52). Zwei Längscommissuren verbinden dieselben mit dem Bauchmark, das zu einer Platte äusserlich verschmolzen, unter dem zweiten Fusspaare liegt und in seiner Länge die Breite des Ansatzes dieses Fusses kaum übersteigt.

Das Ganglion opticum (Fig. 45) gewinnt seine Eigenthümlichkeit dadurch, dass es in der Höhendimension viel mehr entwickelt ist als bei anderen Formen; es hat die Gestalt eines Würfels, der nach unten durch eine halbkugelförmige Fläche

abgegrenzt ist. Es wird von zwei bis drei Reihen von Ganglienzellen umgeben, die einen deutlichen Protoplasmaleib zeigen. Die Punktsubstanz ist auch hier in drei Schichten gesondert, von denen jedoch keine eine höhere Differenzirung erlangt hat. Der Opticus tritt mit seinen Fasern aus der ganzen Breite des Sehganglions mit Ausnahme des vordersten Theils; die Fasern vereinigen sich bald zu einem lateral comprimirten Strange, der in einen dorsoventral verlaufenden Spalt des Auges eintritt. Im Ganzen hat der Opticus nicht einen direct nach oben, sondern nach oben und vorne gerichteten Verlauf (Fig. 45). Auch hier tritt ein Theil der Opticusfasern durch die obere Markschicht; in der mittleren Schicht ist der Verlauf der Fasern bereits wenig deutlich. Auf einem Querschnitte stellen sich die Fasern ganz ähnlich dar wie bei Bythotrephes, doch sind sie hier weit zarter. Das Gehirn (Fig. 46) hat eine birnförmige Gestalt und lässt von seinem bilateralen Bau äusserlich nichts mehr bemerken. Es ist durch zwei Commissuren mit dem Sehganglion verbunden; dieselben entspringen direct aus der Punktsubstanz des Sehganglions (Fig. 45 O. C.). Die Anordnung der Punktsubstanz schliesst sich im Wesentlichen an diejenige an, die wir bisher so typisch überall wiedergefunden haben. Wir sehen (Fig. 46) die beiden Hauptmarkballen, die durch eine über und eine unter dem Centralkörper verlaufende Commissur verbunden sind. Der Centralkörper hat seine gewohnte Lage; seine Form ist gedrungen. Seine Beziehungen zu seiner Umgebung konnte ich an einem Präparate gut erkennen, an dem künstlich eine Lockerung eingetreten war (Fig. 50). Wir sehen denselben durch einen Spalt von der darüberliegenden Punktsubstanz getrennt, und da die Abgrenzung des Centralkörpers eine ganz scharfe ist, so lässt sich durchaus nicht annehmen, dass hier etwa Fasern abgerissen wären. Unter demselben sind schon einige Ganglienzellen der vorderen Gehirnwand angeschnitten, hingegen tritt seitlich ein schwaches Faserbündel an den Centralkörper heran. Unter dem Centralkörper verbindet eine Punktsubstanzbrücke die beiden Riechcentra (Fig. 46, R. N.). Eine Eigenthümlichkeit von Leptodora besteht darin, dass sich über dem centralen Markballen noch eine Ansammlung von Punktsubstanz befindet (O. B.), die durch eine Schicht von Ganglienzellen von ersterem getrennt ist und meist auch allseitig von solchen umgeben wird. Die Ganglien-

zellen, welche in ein bis zwei Reihen an die Punktsubstanz grenzen, bieten keinerlei Eigenthümlichkeit.

Mehr Interesse nimmt eine Schicht von grossen Zellen in Anspruch, welche die ganze obere Hälfte des Gehirns bedeckt. Die Zellen (Figg. 47, 48, 49) sind von beträchtlicher Grösse, besitzen einen rundlichen bis ovalen grossen Kern und eigenthümliche Einschlüsse (E), welche in ihrer Form ausserordentlich wechseln. Bei Osmiumbehandlung besitzen sie eine intensiv dunkle Färbung, die jedoch nicht der charakteristischen Fettreaction entspricht, sondern mehr in's Braune spielt. Die Form ist sehr wechselnd: klumpen-, bisquit- oder bohnenförmig; häufig findet sich auch eine Form, die man am besten mit der einer Appendicularie vergleichen könnte (Fig. 49), ein kugeliger Kopf mit einem nach vorn geschlagenen Anhang. Mitunter besitzt der Einschluss im Innern wieder eine Figur von lichterer Färbung, welche die Form desselben in kleinerem Maassstabe wiederholt (Fig. 47). In einem Falle sah ich denselben sehr scharf als einen vierstrahligen Stern hervortreten (Fig. 48). In diesen Zellen kommen bei einigen Exemplaren grosse Vacuolen vor (Fig. 49), bei anderen fast gar keine. Die Vacuole kann den ganzen Raum der Zelle einnehmen, so dass man nur den plattgedrückten Kern an der Wand findet. Doch ist dieses Extrem nicht häufig. Es finden sich Uebergänge, wo sich neben einem Einschlusse auch eine Vacuole findet, während bei stark ausgebildeter Vacuole Einschlüsse fehlen. Zwischen den Zellen finden sich keine Zwischenräume, wie z. B. zwischen Ganglienzellen, die Zellen stossen aneinander und ist ihre Form davon auch beeinflusst, indem sie häufig vieleckig erscheinen. Weder auf Schnitten noch im isolirten Zustande lassen sie irgend welche Fortsätze erkennen. An die Punktsubstanz stösst dieser Deckzellenbelag nur am oberen Punktsubstanzballen (Fig. 46 o. B.). Doch kommt dies nur gelegentlich vor, und ist dieses Verhalten kein gesetzmässiges, da gewöhnlich auch dieser Theil der Punktsubstanz allseitig von Ganglienzellen umgeben ist. Die Sehcommissuren treten durch diese Schicht hindurch, ohne mit den Zellen irgend welche Verbindung einzugehen; in ihrem oberen Theile sind sie übrigens noch von Ganglienzellen des Sehganglions umgeben (Fig. 49, G. Z.). Als Ganglienzellen kann man diese Zellen unmöglich deuten; nach ihrer Lage und Form ist jede Beziehung zu nervösen Erregungs-

vorgängen höchst unwahrscheinlich. Ich enthalte mich jeder Vermuthung über die Bedeutung derselben, da sie noch in keiner Weise erschöpfend untersucht worden sind und insbesondere physiologische und entwickelungsgeschichtliche Beobachtungen über dieselben fehlen.

Aus der Unterseite des Gehirns, die eine conische Gestalt hat, treten die Schlundcommissuren in der Medianlinie dicht neben einander ab, und zwar auffallender Weise von Ganglienzellen und nicht von der Punktsubstanz (Fig. 50 S. C.). Sie ziehen hierauf durch den langen Kopf und treten endlich in die beiden Kopffettlappen. Sie bilden über denselben keine Commissur. In den Fettlappen liegen sie unter der Begrenzungsmembran derselben und sind nur wenig abgeplattet.

Das Verhältniss des Ganglions der zweiten Antenne zum Mandibelganglion wird durch das Bild eines Sagittalschnittes (Fig. 52) leicht verständlich. Wir sehen das Ganglion der zweiten Antenne (G. A_2), welches der aus dem Fettlappen unter den Oesophagus tretenden Schlundcommissur rückwärts aufsitzt. Vorne tritt dieselbe in das Mandibelganglion (Md. G.); es ist dies offenbar eine Art Zusammenschiebung, wie wir sie schon bei Bithotrephes angedeutet gefunden haben. Das Mandibelganglion ist mit dem retro-oesophagealen Ganglion verschmolzen. An dem vorderen Theile desselben entspringt der Oberlippennerv (Fig. 52 O. N.), der sich um den Oesophagus nach vorne schlägt und über demselben das wenig ansehnliche Oberlippenganglion bildet. Seitlich tritt aus dem Mandibelganglion der Mandibelnerv (Fig. 51 M. N.). Die einzige Commissur, die sich hier findet, ist diejenige der Mandibelganglien (F. 51 C.); sie ist mit Ganglienzellen besetzt, trägt also einen ähnlichen Charakter wie die Commissuren im Bauchmark. Eine Commissur zwischen den Antennenganglien kann ich mit aller Bestimmtheit in Abrede stellen, auch ist das Antennenganglion als vollkommen gegen das Mandibelganglion abgegrenzt zu betrachten (Fig. 51). Aus demselben entspringt bloss ein Nerv für die zweite Antenne, was wohl mit den gleichen Verhältnissen bei der Fussinnervation in Beziehung zu bringen ist. Aus dem Mandibelganglion entspringt vorne ein dünner Bauchstrang (Fig. 51 B. S.), der, bloss aus Nervenfasern bestehend, dasselbe mit der Gangliemmasse der Beine verbindet. Ich habe ihn in Fig. 52 durch eine unterbrochene Linie an der

Stelle, wo er in den folgenden Schnitten zu sehen ist, angedeutet (B. S.). Ist es nun einerseits für das Antennen- und Mandibelganglion charakteristisch, dass dieselben dem Oesophagus fest anliegen und mit ihrer Hülle mit dem Bindegewebe desselben verwachsen sind, so ist es eine Eigenthümlichkeit des Bauchstranges, dass derselbe im Perimysium der umgebenden Muskeln verläuft. An der Stelle, deren Querschnitt Fig. 54 wiedergiebt, inseriren die dorsoventralen Muskeln an der Körperwand, während sich in einiger Entfernung davon zwischen denselben eine Sehne ausbreitet; in dem Winkel, den der Muskel mit dieser Sehne bildet, liegt von derselben vollständig umgeben der Bauchstrang. Diese Einrichtung, die offenbar sehr geeignet ist das Nervensystem in seiner Lage zu erhalten, war mir auch deshalb interessant, weil ich dadurch eine Fehlerquelle kennen lernte, die hier auch bei der sorgfältigsten Präparation ohne das Studium von Schnittserien nicht zu vermeiden ist. Da beim Flächenpräparat die Muskeln weggeschnitten sind, so machte es mir unbedingt den Eindruck, dass es sich hier um eine Nervencommissur handle und konnte ich mich erst durch genaues Studium der Schnittserien eines Besseren belehren.

Die Ganglien der Füsse sind zu einer Platte verschmolzen, die Weismann sehr gut mit der Form eines Sternums vergleicht. Am Ansatze der Längsstränge, ziemlich platt, nimmt das Bauchmark nach unten immer mehr an Dicke zu, so dass es in der Gegend des Abganges des vierten Fussnerven einen fast kreisförmigen Querschnitt bietet (Fig. 56). Die Nerven für die drei ersten Beinpaare treten seitlich aus; während aber der Nerv des ersten Fusses einen nahezu horizontalen Verlauf hat, nähert sich die Richtung der folgenden Nerven entsprechend dem immer tiefer liegenden Ansatze der Beine mehr und mehr der verticalen. Die Nerven des 5. und 6. Beinpaares sind mit einander verschmolzen, entspringen am untersten Rande des Bauchmarkes und verlaufen senkrecht zu ihren Extremitäten; vom Nerven des sechsten Fusses endlich zweigt sich der Nerv für das Postabdomen ab. Während äusserlich die bilaterale Zusammensetzung der Fussganglienplatte gar nicht zu erkennen ist, ist dieselbe im inneren Baue des Ganglions deutlich ausgesprochen. Wir sehen zwei Längszüge von Punktsubstanz (Fig. 55), welche durch Ganglienzellen von einander getrennt werden. Entspre-

chend den Austrittstellen der Nerven finden sich Commissuren (Fig. 55, 56 C.) und zwar, wie man an Fig. 56 ersieht, etwas der dorsalen Seite genähert. Man sieht ferner, wie die Nerven für das 5. und 6. Fusspaar in der Punktsubstanz getrennt entspringen und sich erst an der Austrittstelle des Nerven vereinigen. Auffallend sind grosse Ganglienzellen (Figg. 55, 56, gr. Z.), welche meist in der Einzahl an der Austrittstelle der Nerven liegen. Dieselben besitzen einen grossen Protoplasmaleib, der sich sehr intensiv färbt, und einen kleinen Kern. Dass es sich hier um Ganglienzellen handelt, konnte ich daraus schliessen, dass ich in einem Falle einen deutlichen Nervenfortsatz an derselben beobachtete. Die Grösse der übrigen Ganglienzellen unterliegt beträchtlichen Schwankungen.

Litteratur.

Da von den Forschern, welche sich bisher mit diesem Thema beschäftigt haben, zum Theil andere Formen untersucht wurden als diejenigen, deren Nervensystem ich im Vorstehenden beschrieben habe, so sehe ich mich genöthigt, die Litteratur hier im Zusammenhange zu besprechen.

Der erste, der das Nervensystem der Cladoceren theilweise beschrieb, war Leydig[1]). Den Bauchstrang konnte er nicht sehen, im übrigen sind aber seine Abbildungen noch heute als mustergiltig zu betrachten und sind höchstens einige Details abweichend dargestellt, die übrigens grösstentheils bereits von Anderen berichtigt worden sind.

Der erste, der auch das Bauchmark einer Cladocere beschrieb, war Claus[2]), der dasselbe bei Evadne mediterranea gesehen und präparirt hatte. Das Nervensystem dieser Art schliesst sich den Polyphemiden an.

---

1) Leydig, Naturgeschichte der Daphniden. Tübingen 1860.
2) Claus, Ueber Evadne mediterranea etc. Würzburg, Nat. Zeitschrift Bd. III, 1862.

Klunzinger[1]) bildet einen Theil des Bauchstranges von Daphnia longispina ab. Jedes Fussganglion ist durch zwei ziemlich weit abstehende Commissuren mit dem der anderen Seite verbunden.

G. O. Sars[2]) stellt einige Fussganglien von Sida mit einfachen Commissuren dar.

P. E. Müller[3]) giebt zwei Abbildungen des Nervensystems von Leptodora. Er hält den Fettkörper für ein Ganglion, zeichnet aber unter dem Oesophagus zwei Ganglien; da er im übrigen dieselbe Darstellung giebt wie später Weismann, kann ich auf die Besprechung letzterer Arbeit verweisen.

Weismann[4]) sah die Deckzellen im Gehirn, bezweifelt aber deren zellige Natur; er giebt an, an derselben Stelle bei jugendlichen Individuen grosse Ganglienzellen gefunden zu haben. Die Angabe Weismann's, dass die Schlundcommissuren als gemeinsamer unpaarer Strang aus dem Gehirn entspringen und sich erst weit unten im Kopfe theilen, kann ich nicht bestätigen (Fig. 50). Desgleichen kann ich eine Commissur zwischen denselben vor dem Eintritt in den Fettkörper mit Bestimmtheit in Abrede stellen.

Das untere Schlundganglion beschreibt Weismann als aus zwei übereinander geschobenen Nervenknoten bestehend; wenn auch die in Fig. 5 von ihm gegebene Abbildung von einem jugendlichen Individuum mit meiner Darstellung vom erwachsenen Thiere sehr gut übereinstimmt, kann ich hingegen das Unterschlundganglion (Usg.), das er in Fig. 10 A abbildet, wegen seiner Grösse und Lage nicht für ein solches halten. Der Nerv der zweiten Antenne entspringt nach Weismann aus dem unteren Schlundganglion, was ihn sehr überrascht. Da er doch den Bau desselben als aus zwei Nervenknoten bestehend beschreibt, und

---

1) Klunzinger, Einiges zur Anatomie der Daphniden, nebst kurzen Bemerkungen über die Süsswasserfauna der Umgebung Cairos. Zeitschrift für wiss. Zool. XIV, 1864.

2) Sars, Norges Ferskvandskrebdyr I. Cladocera, Ctenopoda, Christiania 1865.

3) P. E. Müller, Danmarks Cladocera. Kjobenhaven 1867.

4) Weismann, Ueber Bau und Lebenserscheinungen von Leptodora hyalina. Zeitschrift für wiss. Zool. 1874.

dieses Verhalten auch in Fig. 5, wenn auch nicht so deutlich, zu sehen ist, so wundert es mich, dass er nicht den oberen Nervenknoten als Ganglion der zweiten Antenne in Anspruch nimmt. Ob sich übrigens Weismann das Unterschlundganglion als eine median verschmolzene Masse vorstellt, oder paarig, kann ich aus seiner Darstellung nicht entnehmen; eine Quercommissur ist wenigstens nicht erwähnt. Vom Bauchmark lässt Weismann sechs Nervenpaare ihren Ursprung nehmen, was, wie aus meiner Darstellung hervorgeht, wenigstens für das erwachsene Thier nicht zutrifft.

Claus[1]) beschreibt das Nervensystem des Genus Daphnia und legt hierbei hauptsächlich Daphnia similis zu Grunde. Bezüglich des Opticus wendet er sich gegen Weismann, der jene Fasern, welche aus dem Ganglion in das Auge ziehen, Opticus nennt, während Claus die Stränge, welche das Gehirn mit dem Sehganglion verbinden, als solchen bezeichnet wissen will und alles übrige als zur Retina gehörig ansieht; auch Spangenberg[2]) gebraucht diese Bezeichnungen. Ich habe mich hierin Weismann angeschlossen und ausserdem die Verbindung des Gehirns mit dem Ganglion opticum als Sehcommissur bezeichnet, um dadurch diese gegen einander gut abgegrenzten Gebilde leicht unterscheiden zu können. Den Ausdruck Retina habe ich deshalb vermieden, weil derselbe, von Wirbelthieren entnommen, leicht zu Missverständnissen führt. Es bedarf ja nur des Hinweises darauf, dass dieses Gebilde bei Wirbelthieren, durch eine Gehirnausstülpung entstanden, absolut keine Homologisirung mit den Verhältnissen bei Arthropoden gestattet. Eine weitere Ansicht, die gleichfalls von Claus und von Spangenberg vertreten wird, geht dahin, dass an jedes Rhabdom eine den Theilstücken desselben entsprechende Zahl[3]) von Primitivfasern her-

---

1) Claus, Zur Kenntniss der Organisation und des feineren Baues der Daphniden und verwandter Cladoceren. Zeitschr. für wiss. Zool. XXVII, 1876.

2) Spangenberg, Das Centralnervensystem von Daphnia magna und Monia rectirostris. Habilit.-Schr. München 1877.

3) Claus giebt in dieser Arbeit die Zahl der Theilstücke der Rhabdome und Krystallkegel auf vier an, berichtigt dies jedoch in einer späteren Arbeit auf die richtige Zahl fünf.

antritt und dass daher durch ein Rhabdom eine dem entsprechende Anzahl verschiedener Lichteindrücke geleitet werden könne. Gegen diese Ansicht erheben sich physiologische Bedenken: wir müssen doch das Rhabdom als jenes Organ ansehen, in dem, ähnlich wie in den Zapfen und Stäbchen der Wirbelthierretina, der Lichteindruck in eine nervöse Erregung umgewandelt wird[2]), und damit ist auch die Einzahl der Empfindung, die hier erzeugt wird, gegeben. Uebrigens erscheint mir auch das Herantreten von 5 Fasern nach dem Bilde, das ich bei Bythotrephes erhalten, nicht wahrscheinlich (Fig. 32). Im Sehganglion, das bei Daphnia similis offenbar complicirter gebaut ist, als bei Daphnia sima, will Claus im granulären Kern, der von peripherischen Ganglienzellen umlagert ist, keineswegs ausschliesslich Punktmasse, sondern auch dichtgedrängte Ganglienzellen gefunden haben, was ich nicht bestätigen kann. Auch im Innern des Gehirns glaubte Claus eine Anzahl von Ganglienkernen erkannt zu haben, die er ohne Schwierigkeiten herauspräparirte und sich von ihrer Zusammensetzung aus Zellen überzeugte. In einer späteren Arbeit[3]) berichtigt er jedoch diese Ansicht, nachdem vorher schon Spangenberg sich gegen dieselbe ausgesprochen hatte, und giebt speciell von dem in der ersten Arbeit als oblonger Kern (Fig. 10, O. C.) bezeichneten Gebilde an, dass es mit dem für Arthropoden so charakteristischen Centralkörper identisch sei. Derselbe soll dadurch zu Stande kommen, dass in denselben Fasern der verschiedensten Richtung einstrahlen: ich glaube nachgewiesen zu haben, dass es sich hier um einen scharf abgegrenzten Kern von dichter Punktsubstanz handle, an den nur wenige Fasern herantreten. Die Nerven der Ruderantennen lässt Claus (Fig. 10) einem Ganglienpaare entspringen, das unter dem Schlunde gelegen und durch eine starke Commissur verbunden ist. Die beiden Nerven treten dicht beisammen aus und lassen durch ihren schief nach unten gerichteten Verlauf annehmen, dass die Ruderantenne weit unter dem Munde gelegen ist. Ich habe ein der-

1) Siehe Exner, Die Physiologie der facettirten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig u. Wien 1891.

2) Claus, Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia nebst vergleichenden Bemerkungen über andere Phyllopoden. Arb. aus dem zoolog. Institut zu Wien, Bd. II, 1886.

artiges Verhalten nie beobachten können. Unter den Mandibeln beschreibt Claus ein Ganglion, das Mandibeln und Maxillen innervirt, was mit dem von mir bei Daphnia sina gefundenen Verhältnisse übereinstimmen würde. In einer späteren Arbeit[1]) berichtigt er diese Angabe dahin, dass sich auch für die Maxille ein gesondertes Ganglion findet und betont die Schwierigkeiten, welche gerade diese Region der Untersuchung bietet. Nach letzterer Angabe würde sich also Daphnia similis mehr an Sida anschliessen. Schliesslich giebt er an, dass die Nerven der Tastborsten des Abdomens durch je zwei spindelförmige Ganglienzellen unter den Borsten treten, was offenbar von dem von mir bei Sida beschriebenen Verhalten principiell sehr abweicht.

In seiner Arbeit über die Polyphemiden[2]) beschreibt Claus dem Ganglion des ersten Fusses anliegend ein Maxillarganglion, das ich mit Bestimmtheit in Abrede stellen kann. Hierbei bemerkt er, dass auch bei Daphnia das Maxillarganglion dem Ganglion des ersten Fusses anliege, was ich für Sida nicht bestätigen kann, wo dasselbe mit dem Mandibelganglion vereinigt, vom Ganglion des ersten Fusses aber sowohl durch seine Lage als durch eine Längscommissur deutlich abgegrenzt ist. Zu der stark schematischen Fig. 5 bemerke ich ferner, dass die Fussganglien viel weiter unter dem Maxillenrudiment liegen, als dies dort dargestellt ist. Desgleichen konnte ich die Commissur, die auf Fig. 5 die beiden Maxillenganglien verbindet, nicht auffinden, und habe ich auch die Commissuren aller Fussganglien einfach gefunden und nicht, wie Claus es für das erste und zweite Ganglion abbildet, doppelt. Auch liegen die Commissuren durchaus etwas höher, als die Austrittstellen der betreffenden Nerven und nicht tiefer. Am Auge hebt Claus die verschiedene Länge der Krystallkegel und Rhabdome hervor, worauf bereits Weismann[3]) hingewiesen hatte, macht jedoch über den Bau der Augen keine genaueren Angaben.

---

1) Claus, Zur Kenntniss des Baues und der Organisation der Polyphemiden. Denkschr. der k. k. Akad. d. W., Math.-nat. Cl., 37. Bd. Wien 1877.

2) l. c.

3) l. c.

Gleichzeitig mit der Polyphemidenarbeit Claus' erschien eine Arbeit von Spangenberg[1]), in der eine eingehende Beschreibung über das Nervensystem der Daphnia magna gegeben ist, der sich eine Notiz über das von Monia rechirostris anschliesst; die Abhandlung entbehrt leider der Abbildungen. Einige Differenzpunkte habe ich bereits früher zu erwähnen Gelegenheit gehabt. Ich bemerke noch, dass er das Schlundnervensystem beschreibt, doch wurde ihm nach seiner eigenen Angabe das Verhältniss desselben zu den Schlundcommissuren nicht klar. Die retrooesophageale Commissur bezieht er auf das Ganglion der zweiten Antenne. Ferner fand er ein Maxillenganglion, das mit dem der anderen Seite durch eine Commissur verbunden war, was weder mit meinem Befunde bei Sida, noch bei Daphnia sima übereinstimmt. Die Ganglien findet er durchaus durch Doppelcommissuren mit einander verbunden. Da ich ein derartiges Verhalten niemals beobachtet habe, möchte ich nur darauf hinweisen, dass die quer unter dem Darme verlaufenden Muskelsehnen bei präparirten Bauchsträngen leicht eine Commissur vortäuschen können (s. Fig. 54). Von den Nervensträngen, welche zu den Tastborsten des Abdomens treten, sagt Spangenberg zwar an einer Stelle, dass sie „zu einer Ganglienmasse unter einander verschmelzen", doch macht er später eine, wie mir scheint, dem widersprechende Angabe. Für Moina giebt er an, dass sich das Nervensystem eng an das von Daphnia anschliesse. Er konnte hier auch das Schlundnervensystem als einen die Mundöffnung umgebenden Ring auffinden. Ueber eine Commissur, die die Ganglien der zweiten Antenne verbinden sollte, macht er jedoch keine Angaben.

Vor Kurzem machte Wiedersheim[2]) die Entdeckung, dass sich im Gehirne von Leptodora eigenthümliche Bewegungserscheinungen abspielen.

Ich[3]) bezog diese Erscheinungen auf die Einschlüsse in den

---

1) l. c.

2) Wiedersheim, Ueber Bewegungserscheinungen im Gehirn von Leptodora hyalina. Anat. Anz. V. Bd., Nr. 23, 1890.

3) Samassa, Ueber eigenthümliche Zellen im Gehirn von Leptodora. Anat. Anz. II. Bd., Nr. 2, 1891.

Deckzellen des Gehirns und konnte mich aus diesem Grunde den weitgehenden Folgerungen, die Wiedersheim aus seinen Beobachtungen zog, nicht anschliessen.

Zusammenfassung.

Wenn ich aus diesen Untersuchungen allgemeine Schlüsse ziehen soll, so ist wohl von vornherein klar, dass dieselben nach der phylogenetischen Seite hin wenig Neues bringen werden. Die nahen Beziehungen der Cladoceren zu den echten Phyllopoden sind durch so viele morphologische Thatsachen so fest begründet, dass es weiterer Beweise wohl nicht bedarf. Dass von den Cladoceren Sida den Phyllopoden am nächsten steht, ergiebt sich ebenso sehr aus der noch wenig rudimentären Gestalt der Maxille und aus der gestreckten Form des Abdomens, als aus dem Baue des Nervensystems. Was die phyllogenetischen Verhältnisse unter den Cladoceren selbst anlangt, so wurde ja von Claus bereits in trefflicher Weise die Annahme Weismann's zurückgewiesen, dass man in Leptodora eine Urdaphnide vor sich habe, die am Ausgangspunkte der Cladoceren stehe; es genügt darauf hinzuweisen, dass auch das concentrirte und so ausserordentlich von dem der echten Phyllopoden abweichende Nervensystem eine Stütze für die Claus'sche Annahme bietet. Im Uebrigen schliesse ich mich der Ansicht Spangenberg's an, dass Leptodora sich bereits sehr früh von Sida-ähnlichen Formen abgezweigt hat, während die Entwickelung von Bythotrephes in anderer Weise sich eigenartig vollzog. Von Interesse ist schliesslich der Abschluss des Nervensystems durch eine dorsale Commissur bei Sida, was an die Verhältnisse bei Peripatus erinnert. Ziehen wir in Rücksicht, das ein so bedeutender Kenner der Crustaceen wie Claus die Vermuthung aufstellt[1]), dass die Annelidenformen, von welchen Crustaceen und Tracheaten ihren Ursprung genommen haben, nahe verwandt sind, so wird man wohl dieser Rückencommissur eine gewisse Bedeutung zuschreiben dürfen. Doch

1) Claus, Neue Beiträge zur Morphologie der Crustaceen. Arb. aus dem zool. Inst. zu Wien II. Bd., 1886.

müssten diese Verhältnisse erst bei echten Phyllopoden genauer untersucht werden, bevor sich daraus weitergehende Schlüsse ziehen lassen.

Sind nun die phylogenetischen Beziehungen zwar auch im Nervensysteme nicht zu verkennen, so tritt uns doch andererseits eine gewisse Mannigfaltigkeit in demselben entgegen, der wir unsere Aufmerksamkeit zuwenden wollen. Wir sehen, wie ausserordentlich das Nervensystem von der äusseren Form und von der Lage und Gestaltung der anderen Theile und Organe beeinflusst wird. Es handelt sich um ein eminent anpassungsfähiges Organ. Das Gehirn, das bei Daphnia durch nichts behindert hinter dem Sehganglion liegt, ist bei Sida durch den steilen Verlauf des Oesophagus fast vor dasselbe geschoben; der Opticus, der bei ersterer einen nahezu horizontalen Verlauf hat, steigt bei letzterer vertical zum Auge empor. Während bei Sida die Schlundcommissuren schief von vorne nach hinten verlaufen, ist bei Daphnia gerade das umgekehrte der Fall. Wir beobachten bei Sida eine bandartige Abplattung der Commissur, die durch Raumbeengung herbeigeführt wird. Während bei Sida die Bauchcommissuren einen stark bogenförmigen Verlauf haben, liegen dieselben bei Daphnia mit den Ganglien in einer Ebene. Bei Sida treten die Nerven für die Füsse ventral aus, während bei Daphnia die seitliche Verlagerung der Beine einen lateralen Nervenursprung bedingt. Das Antennenganglion und die Unterschlundganglien, die bei Sida scharf von einander abgegrenzt sind, sind bei Bythotrephes äusserlich zu einer Masse zusammengeschoben, was bei Leptodora einen noch viel höheren Grad erreicht. Die Längscommissur, die das Mandibelganglion mit den Fussganglien verbindet, ist bei Sida und Daphnia kurz und besitzt Ganglienzellen, während sie bei Bythotrephes und Leptodora lang und verschmälert ist und des Ganglionzellenbelags entbehrt. Während diese Thatsachen nur Verlagerungen des Nervensystems betreffen, glaube ich auch solche anführen zu können, welche das Verschwinden einzelner Teile des Nervensystems im engsten Zusammenhange mit der Umgestaltung und Rückbildung von Gliedmassen oder anderen Veränderungen im Körperbau beweisen. Entsprechend der im Vergleich zu den echten Phyllopoden wenig ausgebildeten Maxille ist das Ganglion derselben bei Sida mit

dem Mandibularganglion fast verschmolzen und nur durch eine kleine Anschwellung angedeutet. Offenbar infolge der mechanischen Behinderung durch die tiefe Bauchrinne hat es jedoch die Commissur bereits verloren. Infolge der weiteren Reduction der Maxille bei den übrigen von mir untersuchten Arten ist bei denselben auch jede Andeutung des Ganglions verschwunden. Bei Leptodora ist infolge der allgemeinen Concentration des Nervensystems das Mandibelganglion mit dem retro-oesophagealen Ganglion verschmolzen und die Quercommissur dieses Ganglions, die jetzt offenbar bei der Nähe der Mandibelcommissur überflüssig geworden ist, verschwunden.

Ein weiterer Schluss, den ich aus den mir vorliegenden Beobachtungen ziehe, ist, dass das Nervensystem immer das Bestreben hat, sich zu concentriren, und dieser Tendenz auch folgt, sobald es die übrigen Verhältnisse, insbesondere der im Körper vorhandene Raum, gestatten. Den ersten Grad einer derartigen Concentration sehe ich bei Daphnia darin, dass die Commissuren hier unregelmässig werden und auch Ganglienzellen besitzen; es ist aber leicht zu ersehen, dass eine stärkere Concentration in Form eines Aneinanderrückens der Bauchstränge durch die Bauchrinne verhindert werden würde. Die Verschmelzung der Fussganglien von Bythotrephes bietet einen weiteren Beitrag zu diesem Punkte. Bei Leptodora finden wir die Concentration in ihrer höchsten Ausbildung, indem hier das Bauchmark räumlich in keiner Weise beengt, zu einem in dorsoventraler Richtung beträchtlich dicken Knoten wird. Der Grund dieser Erscheinung mag wohl darin zu suchen sein, dass je kürzer die Commissuren sind, desto mehr Material am Aufbaue des Körpers erspart und vielleicht auch die Function der Nervencentren verbessert wird, und dass also diese Ersparniss sogleich eintritt, wenn der Bau des Körpers dies gestattet. Dass aber diese Concentration z. B. bei Sida nicht stattfinden kann, wird durch die starke Ausbildung der Bauchrinne leicht begreiflich, die für die Nahrungszufuhr eine so hohe Bedeutung hat. Dieser Tendenz muss in dem Umstande eine Grenze gesetzt sein, dass durch die dadurch bedingte übermässige Verlängerung der zu den Füssen ziehenden Nerven die Vortheile wieder aufgewogen werden. Leptodora scheint hart an dieser Grenze zu stehen. Die im Vorstehenden erörterten Thatsachen drängen zu dem Schlusse, dass das Nervensystem der Cladoceren

grosser Veränderungen und Anpassungen fähig ist, die in enger Correlation mit der Umgestaltung des übrigen Körpers stehen.

Von diesem Standpunkte aus kann ich mich Claus und Spangenberg nicht anschliessen, wenn ersterer bei Bythotrephes ein Ganglion mit Commissur und einen Nerven von beträchtlicher Grösse für eine auf einen Stummel reducirte Maxille gesehen haben will oder Spangenberg das Fehlen eines Ganglions für die beim erwachsenen Thiere gar nicht vorhandene zweite Maxille auffallend findet. Ziehen wir aus dieser Auffassung die Consequenz, so kommen wir ohne weiteres zur Annahme von Ganglienzellen und Nervenfasern ohne Function, deren Existenz mir nicht wahrscheinlich erscheint. Ein ähnlicher Gedankengang leitet Spangenberg, wenn er die zarte retrooesophageale Commissur für das Ganglion der zweiten Antenne in Anspruch nimmt und daraus den postoralen Charakter dieser Gliedmasse ableitet. Ein Vergleich dieser Commissur mit denjenigen der Fussganglien beweist, dass dieselbe unmöglich den physiologischen Bedürfnissen eines so grossen Ganglions wie das der zweiten Antenne genügen könne. Wenn also jemals eine Commissur unter dem Ernährungscanal bestanden haben sollte, so ist dieselbe offenbar mit der Verlagerung der Antenne einer näheren Verbindung gewichen, die ich auch im Gehirn nachzuweisen in der Lage war; welche Aufgabe sollte aber dann noch eine Commissur hinter dem Oesophagus haben?

In Bezug auf histologische Fragen nach dem Baue der Punktsubstanz, dem Ursprung der Nerven etc. enthalte ich mich jeder Aeusserung; es wäre gerade jetzt, wo durch neue Methoden und neue Gesichtspunkte grosse Umwälzungen auf dem Gebiete der Nervenlehre bevorzustehen scheinen, ein müssiges Beginnen, diese Fragen an einem so ungünstigen Objecte wie das vorliegende lösen zu wollen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel V, VI u. VII.

Tafel V.

Sida crystallina, Straus.

Fig. 1. 100f. Frontalschnitt. Kopf.
Fig. 2. 100f. Querschnitt. Sehcommissuren.
Fig. 3. 100f. Querschnitt. Gehirn.
Fig. 4. 100f. Querschnitt. Gehirn.
Fig. 5. 100f. Querschnitt. Schlundcommissuren.
Fig. 6. 365f. Querschnitt. Grosse Ganglienzellen am Boden des Gehirns.
Fig. 7. 100f. Frontalschnitt. Gehirn.
Fig. 8. 100f. Sagittalschnitt. Kopf.
Fig. 9. 100f. Frontalschnitt, etwas abweichend. Ursprung des Nerven der 2. Antenne.
Fig. 10. 100f. Querschnitt. Schlundcommissuren.
Fig. 11. 100f. Querschnitt. Ganglion des 1. Fusses.
Fig. 12. 100f. Querschnitt. Retrooesophageales Ganglion.
Fig. 13. 100f. Sagittalschnitt. Retrooesophageales und Oberlippenganglion.
Fig. 14. 220f. Sagittalschnitt. Ganglien des 2.—4. Fusspaares.
Fig. 15. 100f. Sagittalschnitt. Ganglien der Mandibel und Maxille.
Fig. 16. 100f. Querschnitt. Maxillenganglion.
Fig. 17. 100f. Querschnitt. Ganglion des 6. Fusses.
Fig. 18. 100f. Querschnitt durch das Postabdomen.
Fig. 19. 220f. Ganglion der Steuerborsten.

Tafel VI.

Fig. 20. 100f. Querschnitt. Ganglion des 2. Fusses.
Fig. 21. 100f. Sagittalschnitt. Ganglion des 4. und 5. Fusses.
Fig. 22. 100f. Schematische Darstellung des Bauchmarks (nach Querschnitten reconstruirt).

Daphnia sima, O. F. Müller.

Fig. 23. 100f. Frontalschnitt. Gehirn und Sehganglion.
Fig. 24. 100f. Querschnitt. Gehirn.
Fig. 25. 100f. Querschnitt. Gehirn.
Fig. 26. 100f. Querschnitt. Gehirn und unpaares Auge.
Fig. 27. 100f. Sagittalschnitt. Gehirn und unpaares Auge.
Fig. 28. 100f. Sagittalschnitt. Gehirn und Schlundcommissur.
Fig. 29. 220f. Frontalschnitt. Kopf eines Embryo.
Fig. 30. 220f. Frontalschnitt. Ursprung der Nerven der 2. Antenne.
Fig. 31. 100f. Sagittalschnitt. Gehirn und Schlundcommissur.
Fig. 32. 100f. Querschnitt. Mandibelganglion.
Fig. 33. 100f. Frontalschnitt. Vorderer Theil des Bauchmarkes.
Fig. 34. 100f. Frontalschnitt. Hinterer Theil des Bauchmarks.

Bythotrephes longimanus, Leydig.

Fig. 35. 220f. Querschnitt. Sehganglion.
d. A. = dorsaler Abschnitt des Sehganglions.
v. A. = ventraler „ „ „

Fig. 36. 100f. Sagittalschnitt. Auge und Sehganglion.
d. A. = dorsaler, v. A. = ventraler Abschnitt des Sehganglions; h. O. = hinterer, v. O. = vorderer Opticus.

Fig. 37. 100f. Frontalschnitt. Kopf.

Tafel VII.

Fig. 38. 100f. Sagittalschnitt. Nervensystem.
v. O. = vorderer, h. O. = hinterer Opticus.

Fig. 39. 100f. Querschnitt. Gehirn.
A. M. = Augenmuskel, A. M. N. = Augenmuskelnerv.

Fig. 40. 100f. Querschnitt. Schlundcommissur.

Fig. 41. 100f. Querschnitt. Retrooesophageales u. Oberlippenganglion.

Fig. 42. 100f. Querschnitt. Ursprung der 2. Antenne.

Fig. 43. 100f. Querschnitt. Bauchstrang zwischen Mandibel u. 1. Fussganglion.

Fig. 44. 100f. Querschnitt. Mandibelganglion.

Leptodora hyalina, Liljeb.

Fig. 45. 220f. Sagittalschnitt. Sehganglion.

Fig. 46. 100f. Frontalschnitt. Gehirn.
o. H. = oberer Markballen.

Fig. 47. 365f. Deckzellen des Gehirns.

Fig. 48. 365f. Deckzelle des Gehirns.

Fig. 49. 100f. Querschnitt. Gehirn.
V. = Vacuole.

Fig. 50. 100f. Frontalschnitt. Gehirn.

Fig. 51. 100f. Frontalschnitt. 2. Antennen- und Mandibelganglion.

Fig. 52. 100f. Sagittalschnitt. Bauchmark.
U. L. = Unterlippe.

Fig. 53. 40f. Flächenpräparat. Bauchmark.

Fig. 54. 100f. Querschnitt. Bauchstrang.

Fig. 55. 100f. Frontalschnitt. Bauchstrang.

Fig. 56. 100f. Querschnitt. Bauchstrang.

A. Auge.
A_1. 1. Antenne.
A_2. 2. Antenne.
A. N. Analnerv.
B. Bauchmark.
B. o. Steuerborste.
B. D. Blinddarm.
B. G. Borstenganglion.
B. R. Bauchrinne.
B. S. Bauchstrang.
C. Commissur.
c. B. centraler Markballen
C. K. Centralkörper.
D. Darm.
d. F. durchtretende Fasern.
D. Z. Deckzellen.

e. D. einzellige Drüsen.
$F_{1, 2, 3, 4}$ 1., 2., 3., 4. Fuss.
F. M. Fussmuskulatur.
F. N. Frontalnerv.
F. K. Fettkörper.
G. Gehirn.
G. A_2 Ganglion der 2. Antenne.
G. $F_{1, 2}$... Ganglion des 1., 2.... Fusses.
gr. Z. grosse Ganglienzelle.
G. Z. Ganglienzelle.
H. B. Hauptmarkballen.
H. M. Hüllmembran.
H. K. Hypodermiskern.
K. Kern.
K. K. Krystallkegel.
K. W. Körperwand.
l. N. lateraler Nerv.
L. M. Längsmuskulatur.
M. Muskel.
M. A_1 Muskel der 1. Antenne.
M. A_2 Muskel der 2. Antenne.
Md. Mandibel.
Md. G. Mandibularganglion.
M. M. Mandibelmuskel.
M. N. Mandibelnerv.
m. M. mittlere Markschicht.
m. N. mittlerer Nerv.
M. O. Oberlippenmuskel.
Mx. Maxille.
Mx. G. Maxillenganglion.
Mx. M. Maxillenmuskel.
N. Nerv.
N. A_2 Nerv der 2. Antenne.
N. B. Nervenbündel.
N. E. Nervenendigung.
N. F. Nervenfasern.
N. N. Nackennerv.
O. Opticus.
o. C. obere Hirncommissur.
O. C. Commissur zwischen Sehganglion und Gehirn.
Oe. Oesophagus.
Oe. M. Oesophagusmuskel.
O. G. Oberlippenganglion.
O. L. Oberlippe.
O. L. M. Oberlippenmuskel.
o. M. obere Markschicht.
o. N. oberer Nerv.
O. N. Oberlippennerv.
P. B. Pigmentbecher.
P. S. Punktsubstanz.
r. C. retrooesophageale Commissur.
r. G. retrooesophageales Ganglion.
R. C. Riechcentrum.
R. N. Riechnerv.
R. Rhabdom.
S. Sehne.
S. C. Schlundcommissur.
S. G. Sehganglion.
s. N. seitlicher Nerv.
S. P. Stützplatte.
u. A. unpaares Auge.
u. C. untere Hirncommissur.
u. M. untere Markschicht.
u. N. unterer Nerv.

Beiträge zur Kenntniss der Zahnentwicklung.

Von

Dr. A. v. Brunn, Professor in Rostock.

Hierzu Tafel VIII.

1. Zur Frage nach den Vorgängen bei der Wurzelbildung.

Die Vorgänge bei der Anlage und dem Wachsthum der Zahnwurzeln sind früher wenig erforscht und beschrieben worden, zum Theil gewiss in Folge davon, dass die Entstehung des Zahnfollikels und die Bildung der Gewebe in ihm die Aufmerksamkeit der Forscher völlig fesselte. Die wohl allgemein geltende Ansicht war die, wie sie auch von Kölliker in seiner Entwicklungsgeschichte, 2. Aufl., 1879, S. 819 ausspricht: „Um diese Zeit" (d. h. wenn die Krone ziemlich fertig ist und der Zahn sich zum Durchbruche anschickt) „wächst der Zahnkeim stark in die Länge, während das Schmelzorgan verkümmert, und lagert sich auf seinen neu hervorsprossenden Theilen nur Elfenbein ab, nämlich das der Wurzel." Im Jahre 1887 berichtete ich[1]) über neue Untersuchungen dieses Gegenstandes, deren Resultat war, dass, wie bei der Bildung des schmelzfreien, der Kaufläche abgewendeten Theiles der Krone, so auch bei der der Wurzeln das Schmelzorgan betheiligt sei. Während es über denjenigen Theilen, welche einen Emailüberzug erhalten, aus den vier typischen Schichten — innerem Epithel, intermediärer Schicht, Pulpa und äusserem Epithel — besteht, überzieht es den schmelzfrei bleibenden Theil der Krone nur mit einer zarten, aus zwei Schichten abgeplatteter Zellen, welche dem inneren und äusseren Schmelzepithel entsprechen, zusammengesetzten Fortsetzung. Diese letztere lässt die Stelle, an denen Wurzeln aus der Krone hervorwachsen, frei. Beginnt die Bildung einer Wurzel, so schickt dieses zarte Schmelzepithel zuerst eine röhrenförmige, aus denselben beiden Zellschichten bestehende Fortsetzung in das Binde-

1) Dieses Archiv Bd. XXIX.

gewebe hinein, die wie ein Locheisen vordringt. Diese „Epithelscheide“ umgrenzt einen Cylinder mesodermatischen Gewebes, welcher die Struktur des Zahnkeimes annimmt und an dessen Aussenfläche Odontoblasten, an die der Krone sich anschliessend, in regelmässiger Lagerung auftreten und Dentin, als Fortsetzung des Kronendentins, bilden. Darauf schwindet wie an der Wurzelfläche der Krone, so auch am ältesten Theile des neugebildeten Wurzelstückes das Epithel und wird durch das Bindegewebe des Zahnsäckchens ersetzt, welches sich unmittelbar an das Elfenbein ansetzt, vermuthlich indem seine interfibrilläre Kittsubstanz mit dessen Oberfläche verklebt; am untersten Rande aber erhält sich die Epithelscheide und wuchert immer in Röhrenform gegen die Wurzelspitze zu, während ihrem Vorrücken das der Odontoblasten und des Dentins folgt, — und in dessen Gefolge immer wieder die Atrophie des oberen Theiles des Epithels. So geht der Prozess bis zur Wurzelspitze, wo schliesslich das Epithel ganz zu Grunde geht.

Ich habe, da ich niemals Odontoblasten an anderen Stellen auftreten sah als an der Innenfläche von Theilen des Schmelzepithels, die Hypothese aufgestellt, dass dasselbe zur Entstehung und Anordnung der Odontoblasten und so der Formation der Wurzel nothwendig sei, dass ihm da, wo es keinen Schmelz bilde, eine formbestimmende Thätigkeit zukomme, und dass man diese, weil sie überall, auch bei vollkommen schmelzlosen Zähnen, gefunden werde, als mindestens ebenso wichtig ansehen müsse, als seine schmelzbildende.

Mein Material für diese Untersuchungen waren in Bildung begriffene Zähne der Ratte, des Hundes, der Katze und des Kalbes.

Zu einem von dem meinigen abweichenden Resultate ist seitdem Mahn[1]) gekommen. Er hat die Entwicklung der Mahlzähne von Mus musculus untersucht; sein Resultat (S. 659) ist folgendes: „Sowie die Wurzelbildung einmal ordentlich begonnen hat, sind weder am Grunde der Papille noch an den Seitenflächen der Wurzel Reste ektodermaler Schmelzzellen zu gewahren. An die Dentinwurzel stossen innen nur Odontoblasten,

1) Bau und Entwicklung der Molaren bei Mus und Arvicola. Morph. Jahrb. Bd. 16, 1890.

aussen die Bindegewebszellen des Alveolarperiostes. Die epithelartig geordneten Odontoblasten schlagen sich am Wurzelgrunde deutlich in die äussere Bindegewebsschicht um.“ Er stellt danach folgende Hypothese auf: „Nachdem die Emaildecke der Krone von der Schmelzkappe nahezu fertig gebildet ist, wächst die Papille an den Stellen, wo Wurzeln angelegt werden sollen, in einer der Kaufläche abgewandten Richtung weiter, ohne von einer ektodermalen Scheide umhüllt zu sein. Die Odontoblasten sind wohl befähigt, ohne Leitung der Epithelscheide die zur Bildung des Dentins erforderliche Gruppirung anzunehmen.“

Da die Hausmaus sich unter den früher von mir untersuchten Thieren nicht befand und es mir bei der Wichtigkeit des Gegenstandes von Interesse war zu erfahren, ob wirklich solche Ausnahmen von der Regel vorkämen, habe ich die einzelnen Jungen eines Wurfes der weissen Maus am 7., 10., 13. und 17. Tage getödtet, ihre Kiefer in Müller'scher Flüssigkeit 14 Tage liegen lassen, dieselben dann in 0,5 proc. Chromsäure entkalkt, in verschiedenartiger Weise gefärbt und in Frontalschnittserien zerlegt. Die Untersuchung hat mich in meiner Ueberzeugung von der allgemeinen Giltigkeit meines Fundes nicht schwankend machen können, sondern im Gegentheil sie noch stärker befestigt. Ueberall, auch noch an der 0,83 mm langen vorderen Wurzel des ersten bereits durchgebrochenen Mahlzahns im Unterkiefer des 17 tägigen Thieres zeigte sich die Epithelscheide zwar zart — zarter als bei der Ratte —, aber doch mit so grosser Deutlichkeit, dass es mir unverständlich ist, wie sie von Mahn hat übersehen werden können. Man kann sie (s. Fig. 1) nach oben bis an die Aussenfläche des jungen Elfenbeins verfolgen, die beiden Blätter des Epithels namentlich nach unten hin verfolgen und am Rande ineinander übergehen sehen. Ebenso ist es leicht festzustellen, dass die epithelartige Gruppirung der Odontoblasten hinter dem unteren Rande der Scheide zurückbleibt und dass nicht um den Rand des Dentins, sondern um den des Epithels herum der Uebergang der oberflächlichen Zahnkeimschichten in die innersten Schichten des umhüllenden Bindegewebes erfolgt. Ausserdem will ich zu bemerken nicht unterlassen, dass auch die Membrana praeformativa wohl erkennbar ist, dass sie als Fortsetzung des zugeschärften Dentinrandes auf die Aussenfläche der jungen Odontoblasten verfolgt werden kann.

Diese Untersuchung war also nur dazu angethan, um mich in der Ueberzeugung zu bestärken: wo keine Epithelscheide, da keine Odontoblasten, keine Dentinbildung.

Gern hätte ich dieser Mittheilung eine solche über die Verhältnisse der Epithelscheide der menschlichen Zähne beigefügt. Leider aber habe ich bisher keine Gelegenheit gehabt, genügend frisches menschliches Material zu untersuchen. Die Milchschneidezähne eines $1^3/_4$jährigen Kindes (der Kopf hatte längere Zeit in dünnem Spiritus gelegen) genügten allerdings dazu, festzustellen, dass auch hier die Wurzelspitze eine Epithelscheide besitzt, die histologischen Einzelheiten aber waren wegen bereits eingetreten gewesener Maceration nicht mehr deutlich zu erkennen. Es schien, als ob hier die Zellen des Epithels, namentlich gegen den Uebergang der beiden Blätter in einander, nicht so stark abgeplattet seien wie bei den untersuchten Thieren, sondern mehr cylindrisch.

Immerhin ist auch dieses geringe Resultat insofern werthvoll, als es die von v. Ebner[1]) beklagte Lücke — wenn auch nicht so vollkommen als wünschenswerth — ausfüllt. Dieser Autor hat selbst bei der Untersuchung des Milchzahnes eines $3^1/_2$jährigen Kindes die Epithelscheide vermisst. Indessen halte ich es nicht für ganz ausgeschlossen, dass die Wurzel, von der das in der Fig. 104 wiedergegebene Präparat stammt, schon ihre endgültige Länge besass und also nicht zum Beweise herangezogen werden kann. Dafür scheint mir zu sprechen die beträchtliche Dicke des unteren Dentinrandes und die Ausdehnung des Cementüberzuges bis an denselben, auch die kräftige Ausbildung des an den unteren Rand der Wurzel gehenden Theiles der Wurzelhaut. Auch das Alter des Kindes würde dieser Angabe nicht entgegen sein: Zuckerkandl[2]) giebt S. 241 an, dass bei einem wenige Monate über 3 Jahre alten Kinde auch die Eckzahnwurzeln schon zugespitzt waren; jedenfalls erreichen sie in dieser Zeit ihre schliessliche Länge.

1) Histologie der Zähne mit Einschluss der Histogenese. Scheff's Handb. der Zahnheilkunde Bd. I. Wien 1890.

2) Makroskopische Anatomie. Ebenda.

2. Die Verbindung des wachsenden Zahnes mit der Alveole.

Der Nachweis, dass alle Theile eines Zahnes ursprünglich von Epithel bekleidet gewesen sind, bedingt eine Aenderung der bisherigen Anschauung über die Entstehung der Verbindung zwischen Zahn und Alveole. Ich erlaube mir zunächst vorzutragen, was ich unter dieser bisherigen Anschauung verstehe; — denn klar ausgesprochen finde ich sie eigentlich nirgends. Wenn ich mich wieder an die oben angeführte v. Kölliker'sche Darstellung der Wurzelbildung — dieselbe, welche von Mahn angenommen ist — halte, so soll der einleitende Vorgang ein Längswachsthum des Zahnkeimes in der Richtung der späteren Wurzel sein. Wie hat man sich das vorzustellen? Wie mir scheint, so, dass von einer scharfen seitlichen und unteren Abgrenzung der entstehenden Sprosse nicht die Rede sein kann; denn nur soweit, als das Schmelzorgan reicht, ist der Zahnkeim mit scharfer Grenze versehen, von der Membrana praeformativa überkleidet; soweit er an mesodermatisches Gewebe, aus dem er sich erhebt, grenzt, unterscheidet er sich von demselben zwar durch seinen grossen Zellenreichthum, aber von einer deutlichen linearen Grenze kann man nicht sprechen. Bindegewebsfibrillen der Umgebung gehen aus der Nachbarschaft in den Zahnkeim hinein, die interfibrilläre amorphe Substanz derselben hangt mit der im Zahnkeime befindlichen zusammen. Eine von dieser Fläche ohne Betheiligung des Epithels ausgehende Sprosse müsste an ihren Seitenflächen selbstverständlich ebenso beschaffen sein, eine Grenzhaut, Membrana praeformativa, müsste jedenfalls fehlen. — Stellt man sich nun vor, dass die in der Peripherie eines solchen Wurzelzahnkeims befindlichen Zellen, indem sie Form und Anordnung der Odontoblasten annehmen, die Membrana eburnea bilden, so wird man sich auch deren Oberfläche nicht glatt denken können, sondern vielmehr annehmen müssen, dass die früher vorhandenen Fibrillen der Intercellularsubstanz zwischen ihnen durch von aussen nach innen gehen. Träte nun die Bildung des Dentins ein — welche sich von dem des Kronendentins dadurch unterschiede, dass die äusserste Schicht nicht wie dort die verkalkte Membrana praeformativa sein könnte — so müsste dasselbe jene Fibrillen einschliessen, also von Anfang an eine mit

solchen bestandene Oberfläche haben, von vornherein mit seiner Umgebung verbunden sein. Das Wurzelperiost bestände dann also von Anfang an. — Dies, glaube ich, ist die in den Einzelheiten unausgesprochene Ansicht über die Entstehung der Wurzelbefestigung gewesen, die wohl für so selbstverständlich gehalten worden ist, dass von ihrer genaueren Darstellung Abstand genommen wurde.

Der Nachweis der Epithelscheide, der Begrenzung des jedesmaligen jüngsten Stückes der Wurzeloberfläche durch Epithel und des Vorhandenseins der Membrana praeformativa auf der Aussenfläche des Wurzeldentinkeimes weist die Unhaltbarkeit einer solchen Vorstellung nach; er besagt, dass die Wurzeln, gerade so wie mit Schmelz bedeckte Zahntheile, ursprünglich glatte Oberfläche haben müssen, und dass auch Verbindungen der Wurzel mit ihrer Umgebung sekundäre sind. Dadurch stellt sich diese Verbindung in eine Reihe mit denjenigen, welche bei Zähnen mit Schmelz und Kronencement bei der Bildung des letzteren zwischen der Schmelzoberfläche und den umgebenden Bindesubstanzschichten eintreten müssen, — und letztere verlieren damit ihre bisherige Ausnahmestellung.

Ich komme jetzt zur Darstellung der Entstehung dieser Verbindungen und trenne hierbei die Besprechung der Verhältnisse bei schmelzfreien und bei schmelzbedeckten Stellen.

An den mannigfachen Lokalitäten der ersten Art sind die Verhältnisse die gleichen; hierher gehören: die Wurzeln und Wurzelflächen der Kronen bei Wurzelzähnen, die oralen Flächen der Schneidezähne sowie die Cementstreifen der Backzähne bei Nagethieren — (vermuthlich auch die ganzen Oberflächen solcher Zähne, die des Schmelzes überhaupt entbehren — letztere während ihrer Entwicklung zu untersuchen hat mir aber bisher die Gelegenheit gefehlt). In Bezug auf solche Fälle habe ich nun eigentlich Neues nicht beizubringen, sondern kann nach wiederholter Untersuchung nur bestätigen, was ich in meiner obigen Mittheilung anführte; dass, nachdem an der Wurzelspitze bez. an der oralen Nagezahnfläche die Bildung der äusserst dünnen ersten Elfenbeinlage stattgefunden hat, der älteste Theil der Epithelscheide vom Bindegewebe durchwachsen wird, indem Fasern und Bündel desselben, mit solchen in der Nachbarschaft im Zusammenhange stehend, zwischen den Epithelzellen auftreten, sich an die Ober-

fläche des Dentins unter annähernd rechten Winkeln anlegen und sich mit derselben verbinden. Während anfangs diese Fibrillenbündel äusserst zart und an Zahl gering sind, nehmen sie später an Menge und Dicke zu; die Epithelzellen verlieren dadurch ihren Verband, gerathen vereinzelt zwischen die Bindegewebsbündel, gehen vielleicht auch wirklich völlig zu Grunde, — jedenfalls sind sie später nicht mehr als solche zu erkennen, — kurz, das Resultat ist eine straffe Verbindung zwischen Zahnoberfläche und Alveole durch Bindegewebsbündel mit zwischengelagerten zahlreichen Zellen von vorwiegend runder Form.

Besonders gut erkennbar habe ich diesen Durchwachsungsvorgang an den Schneidezähnen der Nagethiere gefunden und gebe hier noch zwei Abbildungen desselben: Fig. 2 stellt seinen Anfang, Fig. 3 das Resultat dar; beide Figuren sind nach Schnitten durch einen unteren Schneidezahn der weissen Maus von 13 Tagen gezeichnet, ersterer aus dem hinteren, letzterer aus dem mittleren Theile desselben. Dass ich gerade dieses Thier gewählt habe, geschah, um durch die Darstellung der Präparate die Behauptung Roetter's[1]) zurückzuweisen, dass bei den dauernd wachsenden Schneidezähnen der Nagethiere die ganze Schmelzkappe während des ganzen Lebens erhalten bleibe als eine continuirliche Lage platter Zellen, und dass eine Verbindung zwischen der Alveole und der oralen Fläche der Schneidezähne niemals und nirgends vorkomme, also auch von einer Durchwachsung des Epithels seitens des Bindegewebes, wie ich sie geschildert hätte, nicht die Rede sein könne. Roetter giebt an, dass der Nachweis der abgeplatteten Epithellage nicht leicht gelinge; desto mehr wäre es meiner Ansicht nach angezeigt gewesen, dass er seine Methode angegeben hätte, welche ihn schliesslich zu diesem, wie er sagt, aus theoretischen Gründen längst geforderten Resultate geführt hat, und dass er eine Abbildung dieser bisher noch nicht bekannten Zellenlage geliefert hätte. Mir scheint, dass, wie sein Resultat ganz bestimmt unrichtig ist, so auch seine theoretischen Gründe wenig stichhaltig sind. Er schliesst nämlich folgendermaassen: Der Schneidezahn wächst fortwährend; dabei muss er sich in der Alveole vorschieben; das ist unvereinbar mit der Vorstellung

1) Ueber Entwicklung und Wachsthum der Schneidezähne von Mus musculus. Morphol. Jahrb. 15. Bd., 1889.

einer directen Verbindung seiner oralen Fläche mit dem Periost der Alveole, weil entweder durch eine solche das Wachsthum gehindert oder durch das Wachsthum die Verbindungsfasern zerrissen werden müssten und beides nicht in Wirklichkeit beobachtet sei; folglich besteht keine solche Verbindung. Der hierin liegende Schluss, dass von zwei mit einander durch directe Fasern verbundenen Flächen sich die eine an der anderen nicht verschieben könne, ist unberechtigt; zahlreiche Thatsachen gerade aus der Zahnanatomie sprechen mit lauter Stimme dagegen. Sind etwa die über und über mit Kronencement bedeckten immerwachsenden Backzähne des Kaninchens und zahlreicher anderer Nagethiere, soweit sie im Kiefer stecken, nicht rundum durch straffes Bindegewebe befestigt und sehen wir sie nicht trotzdem sich hervorschieben, — was gewiss nur durch fortwährende Lösung von Fasern und Neuanlagerung anderer an den Zahn erklärlich ist? Findet nicht bei den Mahlzähnen von Arvicola, die jüngst von Mahn[1]) beschrieben und abgebildet sind, der gleiche Prozess an den Cementstreifen statt? Finden wir nicht bei Wiederkäuern und Einhufern u. a. Kronencement, dessen Aussenfläche vor dem Durchbruche des Zahnes mit dem Bindegewebe, aus dem es hervorgeht, fest verbunden ist und nachher doch sich von demselben löst? Ist nicht auch bei menschlichen Zähnen der Wurzelhals vor dem Durchbruch in der Tiefe der Alveole an deren Innenfläche schon durch das Periost befestigt, er, der doch beim Durchbruche auch in die Höhe rücken und so seine ersten Verbindungen lösen muss? — Ueberall sehen wir bestehende bindegewebige Verbindungen gelöst werden. Wie das geschieht, ist freilich zur Zeit nicht zu sagen, dass es geschieht, unzweifelhaft. — Uebrigens kann man sich ja auch durch einen sehr einfachen, gewiss Vielen bekannten Versuch von der Thatsache überzeugen, dass die beiden Hauptflächen eines Nagezahnes sich rücksichtlich ihrer Befestigung verschieden verhalten. Man präparirt bei einem Kaninchen einen oberen Nagezahn von oben, den anderen von unten frei: der erstere sitzt dann mit seiner concaven Seite sehr fest und zeigt, wenn man ihn gewaltsam losgerissen hat, die concave Seite rauh, mit Knochenbröckchen

---

1) a. a. O.

und Bindegewebsfasern besetzt; der andere fällt von selbst heraus und zeigt eine glatte, glänzende, convexe Fläche [1]).

Ist nun in der angegebenen Weise das Alveolodentalperiost gebildet, so kann sein dem Zahne zunächst gelegener Theil verknöchern, zu Cement werden, was ganz wie bei der Osteogenese durch Osteoblasten erfolgt und wobei die an das Dentin herangetretenen Bindegewebsbündel zu Sharpey'schen Fasern werden, — oder die Verhältnisse bleiben, wie bei den Nagezähnen der Maus und Ratte u. a. in dem geschilderten Zustande.

Die Frage nach der Entwicklung der Verbindung zwischen dem schmelzbedeckte Stellen überkleidenden Kronencement und der Alveole ist identisch mit der nach der Entstehung dieses Cementes. Erfolgt dieselbe in derselben Weise wie die des Wurzelcementes?

Vor der Darstellung dessen, was in Bezug hierauf meine Untersuchungen ergeben haben, möchte ich nun zunächst bemerken — wie ich schon in der Versammlung der Anatomischen Gesellschaft in Würzburg [2]) mitgetheilt habe, — dass es zweierlei Arten von Kronencement giebt: die eine bei weitem häufigere, bisher als einzige angenommene, welche mit Knochen identisch ist, Knochencement, und eine zweite, aus verkalktem Hyalinknorpel bestehende, Knorpelcement. Letztere habe ich bisher nur an den Backzähnen des Meerschweinchens gefunden.

---

1) Roetter stellt die These auf: weil der Nagezahn erfahrungsgemäss sich vorschiebt, kann er in keiner Verbindung mit der Alveole stehen und sucht nun ihr zu Liebe das continuirliche Epithel der oralen Fläche. Wie wäre es, wenn man, sich auf einen breiteren thatsächlichen Boden stellend, sagte: weil der Zahn auf der oralen Fläche in Folge seiner Verbindung mit der Alveole weniger leicht verschiebbar ist als auf der entgegengesetzten, bewegt er sich mit der letzteren schneller vorwärts als mit der ersteren; in Folge davon ist das Wachsthum an der der Mundhöhle abgewandten Seite stärker als an der ihr zugewandten, und daher bekommt der Zahn seine charakteristische nach der Mundhöhle zu concave Krümmung? — Ich bin mir sehr wohl bewusst, damit keine Erklärung des Vorganges zu geben — (denn die müsste ja — falls sie überhaupt auf dem Wege mikroskopischer Forschung zu geben ist und nicht auf dem vergleichend-anatomischer Untersuchung — damit anheben festzustellen, weshalb der Zahn in dieser Weise befestigt ist), — aber mit den Thatsachen stimmt diese Hypothese jedenfalls mehr überein als jene Roetter'sche.

2) Anatomischer Anzeiger III. Jahrg., 1888.

Hier füllt sie die von der lingualen wie der buccalen Seite zwischen die Schmelzfalten eindringenden Spalten aus und findet sich ferner auf den freien Flächen des Zahnes, soweit sie Schmelz besitzen, in Gestalt zahlreicher halbkugeliger isolirter, ca. 0,05 mm im Durchmesser haltender Auflagerungen, welche ziemlich ungleichmässig vertheilt sind (s. Fig. 4). Man erkennt diese perlenartigen Gebilde leicht mit blossem Auge als (vermuthlich durch die Nahrungsstoffe) gräulich gefärbte Pünktchen, welche etwa 0,5 mm von der freien Schliffflãche des Zahnes — vermuthlich, weil sie durch die Nahrungsmittel abgerieben werden — aufhören. Den Bau dieses Knorpelcementes anlangend, so unterscheidet er sich von gewöhnlichem verkalktem Hyalinknorpel durch die geringe Menge der Intercellularsubstanz und dementsprechend dichte Lagerung der Zellen, welche theils regellos verstreut erscheinen und meist eckige Formen aufweisen, theils auch um gewisse Punkte oder auch Axen concentrisch gruppirt sind; Stellen letzterer Art sehen auf dem Querschnitt ausserordentlich zierlich, rosettenartig aus. Die kleinen Perlen auf der Hinter- und Vorderfläche enthalten wenige längliche, senkrecht zur Zahnoberfläche stehende Zellen, zeigen eine deutliche Faserung in derselben Richtung, sind aber auch, mit Ausnahme der Zellen, durch und durch verkalkt.

Die Entstehungsgeschichte dieses Knorpelcementes ist nun für die grösseren Füllmassen der Spalten nicht ganz dieselbe wie für die kleinen Perlen, auch die Gewebe, welche beiden vorangehen, sind nicht ganz die gleichen. Im Grunde der Alveole sind die Spalten des Zahnes (Fig. 4) in ihrem äusseren Theile von wohlcharakterisirtem Schleimgewebe mit sternförmigen, anastomosirenden Zellen und reichlichen Blutgefässen, im inneren Theile von Schmelzpulpa angefüllt. Letztere wird allmählich durch das Schleimgewebe verdrängt und weiter nach der Mundhöhle zu allmählich durch zellenreiches, dichtes Bindegewebe ersetzt; in diesem treten alsbald zahlreiche kleine kugelige Knorpelinseln auf, leicht kenntlich an der homogenen Beschaffenheit der Intercellularsubstanz und der Form der fortsatzlosen Zellen, die bald mit benachbarten Körpern von gleicher Beschaffenheit zusammenfliessen. Ist nun die Schmelzbildung beendet, so treiben diese Knorpelmassen kegelförmige oder cylindrische Fortsätze von ca. 0,05 mm Dicke nach der Zahnoberfläche hin; diese durch-

dringen das Schmelzepithel und breiten sich auf der Schmelzoberfläche aus; man bekommt unwillkürlich den Eindruck, als platteten sie sich auf der harten Fläche aus, so wie sich ein Weichbleigeschoss auf einer eisernen Scheibe plattdrückt. Durch diesen Prozess kommen nun die freien Ränder der auf dem Schmelz sich ausbreitenden Knorpelplatten an einander, verschmelzen mit einander, eine zusammenhangende Knorpelbekleidung des Zahnes bildend. Wie verhält sich dabei das Schmelzepithel? Dasselbe, bis dahin ganz vollständig erhalten, wird durch die Ausbreitung der Knorpelfortsätze auf dem Schmelz von letzterem abgedrängt, gelangt durch die Vereinigung der Knorpelplatten ganz in die Bindesubstanz hinein und verschwindet allmählich vollkommen, während sein Platz von dem Knorpelcement eingenommen wird. Allmählich vereinigen sich dann alle Knorpelinseln mit einander, die meisten Blutgefässe, die vorher da waren, gehen zu Grunde, bis schliesslich die ganze Spalte von einer compacten Knorpelmasse gefüllt ist, in deren Grundsubstanz nun endlich die Ablagerung von Kalksalzen erfolgt.

Die Entstehung der Knorpelperlen auf der freien Zahnfläche (Fig. 4 C*) unterscheidet sich hiervon hauptsächlich dadurch, dass an der Stätte ihrer Bildung von Anfang an straffaseriges Bindegewebe von der Oberfläche des Schmelzepithels zur Alveole zieht; dieses sendet nach Beendigung der Schmelzbildung Fortsätze, — ebenfalls von Kegelform und ca. 0,05 mm Dicke — durch das Schmelzepithel auf die Schmelzoberfläche oder vielmehr die dieselbe bedeckende Cuticula dentis, welche sich hier befestigen und zu gleicher Zeit Knorpelbeschaffenheit annehmen, später verkalken und sich bei dem Hinausrücken des Zahnes aus der Alveole von dem umgebenden Bindegewebe ablösen[1]).

---

1) Präparate, welche das oben geschilderte Vordringen der Bindesubstanzcylinder durch das Schmelzepithel zeigen, sind vorzüglich belehrend in Bezug auf das Schmelzoberhäutchen und seine Beziehung zum Schmelzepithel und Cement. Man sieht nämlich auf das Klarste, wie jene Cylinder diese Membran von der Oberfläche der Schmelzzellen abheben und wie dieselbe sich als vollkommen homogene und vollkommen gleich dünne Schicht festonartig von einem Cylinder zum anderen hinüberzieht. Dadurch ist der Beweis geliefert, dass die Cuticula dentis 1) kein Kronencement ist (John und Charles Tomes, Tomes-Hollaender), indem sie von letzterem klar abgesetzt ist, zwischen ihm und dem Schmelz liegt, und dass sie 2) nicht aus der Abplattung und Verhornung der Schmelzzellen nach Beendigung der

Rücksichtlich des Knochencementes der Zahnkrone möchte ich meine Erfahrungen am Kaninchenbackzahne mittheilen und zwar deshalb, weil sie von den von Legros und Magitot[1]) gemachten in einigen Punkten abweichen. Aus der Beschreibung dieser Autoren, welche sich speziell auf den Pferdezahn bezieht, sei Folgendes hervorgehoben. Vor Vollendung des Schmelzes findet sich unmittelbar auf der Aussenfläche des Schmelzorganes, zwischen ihm und dem Zahnsäckchen, eine weiche, gelatinöse, halbdurchsichtige, weissliche, sehr blutgefässreiche Schicht, die sich von der Substanz des Zahnsäckchens durch geringere Festigkeit auszeichnet und Cementorgan genannt wird. Diese geht später in Faserknorpel über. Ist die Schmelzschicht fertig, so atrophirt das Schmelzorgan, dadurch kommt das faserknorpelige Cementorgan auf die Zahnoberfläche, verknöchert gleichzeitig und erreicht damit seine endgültige Lage und Beschaffenheit.

Meine Resultate sind folgende. Jeder Kaninchenbackzahn mit Ausnahme des ersten und letzten hat bekanntlich einen ovalen Querschnitt, die Längsachse des Ovals senkrecht zur Kieferaxe stehend. Er setzt sich zusammen aus 1. zwei Dentinplatten, welche, indem sie an der buccalen Seite verbunden sind, eine nach der lingualen Seite offene Rinne bilden, in die sie in ziemlich regelmässigen Abständen Längsleisten vortreten lassen, so dass dadurch der Querschnitt der Rinne ein zierlich gekräuseltes Ansehen hat; 2. einer diese Platten überziehenden Schmelzlage, welche nur an zwei einander parallel laufenden, an der buccalen Seite befindlichen schmalen Streifen fehlt und an der vorderen Wand der genannten Spalte und der lingualen Fläche am mächtigsten ist, und 3. dem Cement, welches die Rinne vollkommen ausfüllt und sich von deren Mündung aus über die vordere, hintere und buccale Fläche hinzieht, dieselben als sehr dünne Schicht überkleidend. Im Inneren der Rinne und an der medialen Seite ist die Cementschicht dick und zeigt vollkommene Knochenstructur mit Knochenkörperchen und Havers'schen Kanälen, an den übrigen Flächen entbehrt sie derselben.

Schmelzbildung hervorgeht, indem sie auf den unveränderten Schmelzzellen liegt. Sie kann also nur als ein letztes Sekret des Schmelzepithels aufgefasst werden.

1) Contribut. à l'étude du developp. des dents. Journal de l'anat. et de la phys. T. XV. u. XVII.

Die Entstehungsgeschichte besagter Cementmassen lehrt die Untersuchung von Horizontalschnittreihen durch den Zahn des erwachsenen Thieres. Im Grunde der Alveole zeigt sich der Dentinkeim von der Form des späteren Zahnbeines, rings umhüllt vom Schmelzorgan, dessen inneres Epithel ihm unmittelbar aufliegt, dessen Pulpa im Allgemeinen von geringer Mächtigkeit ist, indessen die Furche vollständig ausfüllt und dessen äusseres Epithel demnach die Form der späteren Zahnperipherie einschliesslich des Cementes hat. Allmählich schiebt sich nun von der lingualen Seite her eine zellen- und faserarme, aber an weiten Blutgefässen reiche Bindesubstanz in diesen Spalt hinein, wobei gleichzeitig unter Schwund der Zahnpulpa das äussere Schmelzepithel gegen das innere herantritt, und bald darauf zeigt sich, ebenfalls wieder zuerst im medialen Theile des Spaltes, in der Mitte der denselben ausfüllenden Bindegewebsplatte Knochencement, das sich unter Betheiligung von Osteoblasten ohne die Zwischenstufe von Faserknorpel bildet. Mittlerweile ist nun die Schmelzauskleidung der Spalte auf der hinteren Seite, wo sie dünner bleibt als auf der vorderen, beendet; damit gleichzeitig wird daselbst das Schmelzepithel flacher und flacher, endlich ist dasselbe vollständig geschwunden und damit die nach dieser Seite hin sich verdickende Cementplatte in unmittelbare Beziehung mit dem Schmelz, oder vielmehr dem Schmelzoberhäutchen, getreten. An der vorderen Wand des Spaltes schreitet indessen die Emailbildung noch fort, und das Epithel ist in voller Höhe erhalten. Erst in weiter nach der Mundhöhle hin gelegenen Schnitten erreicht der Schmelz seine endgiltige Dicke und nun wird das Epithel auch ein wenig niedriger. Die Anlagerung des Cementes aber geschieht hier auffallenderweise anders als an der gegenüberliegenden Wand, nämlich ganz ähnlich wie oben beim Meerschweinchen beschrieben, mit dem Unterschiede, dass hier nicht Knorpel-, sondern Knochenzapfen an den Schmelz herantreten: man sieht vom Cement abgehende breite Fortsätze ebenfalls die Phalanx der Schmelzzellen durchbrechen, sich auf dem Zahn ausbreiten und dort ihre Ränder mit denen benachbarter Fortsätze zusammenstossen, — das Schmelzepithel von seinem Erzeugniss abdrängen und dieses selbst inmitten des Cementes zu Grunde gehen, — wobei selbstverständlich Osteoblasten, die hier sehr stark abgeplattete Form haben, auf den Cement-

sprossen zu sehen sind. Indessen möchte ich besonders bemerken, dass solche niemals auf der dem Schmelz zugewandten Seite, sondern nur auf den Seitenflächen der Fortsätze, und nach Verbreiterung derselben auch auf ihrer dem Schmelz abgekehrten Fläche bemerkt werden können. — Man bekommt hier, wie beim Meerschweinchen, den Eindruck, dass nicht die Atrophie des Schmelzepithels das Herantreten des Cementes bedingt, sondern dass letzteres aktiv das Schmelzepithel von der Zahnoberfläche abhebt, womit natürlich nur eine Beschreibung des Bildes gegeben, nicht eine Ansicht über den wirklichen Vorgang ausgesprochen sein soll.

An der buccalen, vorderen und hinteren Fläche, denen nur eine sehr dünne zellenlose Cementlage zukommt, ist der Vorgang seiner Bildung so, dass das Schmelzepithel zunächst ganz niedrig wird, dass mit seinem Verschwinden gleichzeitig das Alveolarperiost an die Schmelzoberfläche herantritt und dann die der letzteren zunächst gelegene Schicht verknöchert.

Vergleicht man diese Ergebnisse der Untersuchung der Cemententwicklung bei den genannten beiden Nagethieren mit denen der obengenannten beiden französischen Forscher, so ist hervorzuheben, dass eine Uebereinstimmung sich insofern zeigt, als an denjenigen Stellen, die sich später durch dickere Cementbekleidung auszeichnen, die auf das Schmelzepithel folgende Lage eine Beschaffenheit zeigt, welche von ihnen als die des „Organe du cément" bezeichnet wird; von einer scharfen Absetzung nach aussen, welche an ihren Objecten gegenüber dem Zahnsäckchen vorhanden war, ist freilich bei den meinigen nicht zu sprechen, indem hier ein Zahnsäckchen nicht nachzuweisen ist. Von den Resultaten jener Autoren weichen die meinigen aber in zahlreichen Punkten ab; nämlich indem beim Meerschweinchen die Umwandlung des „Cementorganes" zwar in Knorpel, aber nicht in Knochen erfolgt, beim Kaninchen sich zwar Knochen daraus bildet, aber ohne die Zwischenstufe des Knorpels, indem die Bildung der dünnen Cementlagen und — beim Meerschweinchen — der isolirten kleinen Cementperlen direct aus gewöhnlichem straffem Periostgewebe erfolgt, indem endlich die Verbindung des Cementes mit dem Zahn bei letzterem Thiere nirgends, beim Kaninchen nur stellenweise erst nach dem völligen Schwunde des Schmelzepithels erfolgt.

Hinsichtlich der Bildung des Cementes und seiner Anlagerung an den Schmelz giebt es also offenbar bei verschiedenen Thieren beträchtliche Differenzen im Einzelnen, wenn auch die Hauptzüge: Atrophie des Schmelzepithels, Anlagerung und Verknöcherung resp. Verknorpelung des Bindegewebes immer dieselben sein müssen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VIII.

Fig. 1. Längsschnitt des unteren Endes der vorderen Wurzel des ersten Backzahns im Unterkiefer der 17 tägigen weissen Maus. Od = Odontoblasten; E verkalktes, E* unverkalktes Dentin, nach unten in die Membr. präform. übergehend, AP = Alveolodentalperiost; SE* Epithelscheide. Winkel Obj. 6, Oc. 4.

Fig. 2. Theil eines Querschnittes des unteren Nagezahns einer 13 täg. weissen Maus, von der oberen Peripherie desselben, nahe dem offenen hinteren Ende. AP Bindegewebsfasern des Alveolodentalperiostes, welche zwischen die inneren Schmelzzellen SE** hineindringen und sich an die Aussenfläche des Elfenbeins E ansetzen. E* unverkalktes Elfenbein. Winkel Obj. B à imm. Oc. 2.

Fig. 3. Querschnitt aus der mittleren Partie desselben Zahnes, obere Peripherie. AP = Alveolodentalperiost, E = Dentin. Dieselbe Vergrösserung.

Fig. 4. Querschnitt eines oberen Meerschweinchenbackzahns. E = Dentin, S = Schmelz, C = Knorpelcement der Spalte, C* = Knorpelcementperlen der Oberfläche. Lupe.

Fig. 5a u. b. Knorpelcement des Meerschweinchens; a bei Hartnack Obj. 4, Oc. 2, b bei Obj. 9 à imm. Oc. 2.

Fig. 6. Theil vom Querschnitt eines Meerschweinchenbackzahns, etwa dem Kreise † der Fig. 4 entsprechend, aber aus der Tiefe der Alveole. P = Pulpa, E = Dentin, S = Schmelz (der in Folge der Entkalkung aus dem Präparate verschwunden war), SE Schmelzepithel, auf dessen Oberfläche die Cuticula (Cd) liegt. Kn = Knorpelinseln, im Bindegewebe der Spalte auftretend, bei ** Zapfen gegen die Schmelzoberfläche vortreibend, welche die Cuticula aufheben.

(Aus dem Senckenberg'schen Institut zu Frankfurt a. M.)

Vergleichend-anatomische Untersuchungen über Rückenmarksfaserung.

Von

Dr. Karl Schaffer aus Budapest.

Hierzu Tafel IX und ein Holzschnitt.

Mit vollstem Recht wird die feinere Anatomie des Centralnervensystems in neuerer Zeit durch die Bearbeitung niederer Thierklassen, also in vergleichender Richtung gepflegt, da der höchst verwickelte Bau der Säugethiere eine Entwirrung der verschiedenen Faserzüge nur schwer zulässt. Bei der vergleichenden Richtung der Faserungsforschung handelt es sich darum, an möglichst einfachen, beinahe schematischen Nervensystemen der niederen Thiere gewisse bestimmte Züge als sicher festgestellt herauszugreifen und dieselben an höher organisirten Exemplaren wieder zu erkennen. Ist einmal der Verlauf gewisser Bahnen z. B. am einfachen Rückenmarke festgestellt, so ist die Deutung ähnlicher Faserzüge am complicirteren Rückenmarke unschwer. Somit kommt der vergleichenden Forschungsrichtung die wichtige Aufgabe zu, das Schema eines einfachen Nervensystems festzustellen. — Mit feineren und neueren Methoden ist diese Richtung nur durch wenige Forscher vertreten, und selbst diese, als in erster Reihe der hochverdiente Kölliker, ferner M. v. Lenhossék, richteten ihr Augenmerk fast ausschliesslich auf die bereits so complicirten Säugethiere; beinahe einzig Edinger's, weiterhin Köppen's Arbeiten zeigen die zielbewusste Absicht, auf der Basis von Ergebnissen an niederen Wirbelthieren den Bau des hochorganisirten Säugethiermarks zu erschliessen.

Die hier anzuführenden eigenen Untersuchungen steckten sich das Ziel, das Rückenmark einiger niederer Vertebraten zu bearbeiten, das Schema derselben herauszufinden und somit den

Bau des Säugethiermarks leichter und zwanglos zu interpretiren. Dieser Aufgabe versuchte ich durch die Bearbeitung vom Rückenmarke einerseits der Blindschleiche, der Ringelnatter, der Schildkröte und Eidechse, andererseits des Kaninchen, der Fledermaus und Katze gerecht zu werden. Um die vergleichende Tendenz möglichst scharf hervortreten zu lassen, werde ich vor Allem nur das Rückenmark der Blindschleiche und Ringelnatter (da Schildkröte und Eidechse nichts von diesen wesentlich Abweichendes boten) beschreiben, worauf ich eine gedrängte Schilderung des von mir untersuchten Säugethiermarks folgen lasse, um zu zeigen, wie viel von der Faserung des niederen Rückenmarks beim höheren sich wiederfinden lässt.

Bei der Ausarbeitung des Themas wendete ich verschiedene Mittel an und verfuhr nach gewissen Gesichtspunkten. Als Methode gebrauchte ich beinahe ausschliesslich das Weigert'sche Kupferlack-Verfahren, während die Golgi-Cajal'sche Imprägnation absichtlich weniger in Anwendung gebracht wurde. Es ist nur selbstverständlich, dass bei meinen Untersuchungen ausschliesslich vollkommen lückenlose Serienschnitte zur Verwendung kamen, wobei mir das Weigert'sche Collodiumplatten-Verfahren zur Anfertigung von Serien als ausgezeichnetes und müheloses Mittel die Aufgabe sehr erleichterte. Am Rückenmark untersuchte ich vorzüglich die Hals- und Lumbalanschwellung, mit besonderer Vorliebe jedoch richtete ich mein Augenmerk auf das Sacralmark, und zwar auf Grund folgender Erwägung: Während die mittleren und oberen Theile des Rückenmarks durch Hinzutreten von verschiedenen Spinalbahnen und dorsalen Wurzelfasern bereits complicirt erscheinen, repräsentirt das distale Mark den relativ einfachsten Theil. In der Höhe der ersten Wurzel-Ein- und letzten Austrittszonen (d. h. die erste dorsale und letzte ventrale Wurzel) sind, zumal die weisse Substanz nur in geringer Masse vorhanden ist, die Verlaufsverhältnisse in der grauen Substanz verhältnissmässig noch einfach. Dazu kommt, dass das kleine Sacralmark, über geringeren Verlaufsraum verfügend, die Faserzüge auch gedrängter, auf wenige Schnitte vertheilt. Es erscheint somit leichter und sicherer reconstruirbar. Diese Reconstruction gestaltete sich durch meine Zeichenmethode (Die Reconstruction mittelst Zeichnung. Eine Methode zum Studium der Faserung im Centralnervensystem. Zeitschr. für wissenschaftl.

Mikroskopie Bd. VII) bedeutend exacter, als sie bisher ausgeübt wurde, indem durch die genauen Copien der auf einander folgenden Rückenmarksumrisse sowie der Faserzüge und durch deren Aufeinandersetzen die zusammengehörenden Fasern sich leicht herausfinden liessen, während durch dieselbe Methode Irrthümern vorgebeugt wurde.

I. Rückenmark niederer Vertebraten.

1. Blindschleiche — Anguis fragilis.

Die klarsten Verhältnisse bot das Rückenmark des Blindschleichenfoetus, weshalb ich auch mit dessen Schilderung beginne.

Die weisse Substanz erscheint markhaltig, nur die Grenzschicht des Seitenstranges ist mit spärlicheren markhaltigen Nervenfasern als jene der entwickelten Blindschleiche versehen. In den Lücken des Gliagewebes finden sich hier Zellen mit einem bläschenförmigen Kern und einem granulirten Protoplasma — Fettkörnchenzellen-ähnliche Gebilde — vor. Die Nervenfasern des Vorderstrangs sind die breitesten, die schmalsten jene des Hinterstranges, während die Fasern des Seitenstranges eine mittlere Stärke aufweisen. An dem ventralen Aussenrand des Seitenstranges zeigt dieser das sogenannte Lateralband, ein einer biconvexen Linse ähnliches Feld, in welchem Gebilde gleich Nervenzellen liegen. Der Vorderstrang ist durch die hier stark entwickelte Vordercommissur in ein viel grösseres ventrales Bündel, in den eigentlichen Vorderstrang, und in ein dorsales, sehr kleines, rundliches Faserbündelchen, den sog. Fascic. medullaris inferior s. ventralis, geschieden. Durch directe verbindende Fasern zwischen Vorderstrang und ventralem Medullarfascikel wird deren engste Zusammengehörigkeit bewiesen.

Die graue Substanz ist stark entwickelt. Bemerkenswerth erscheint der Umstand, dass die Hörner in der ganzen Länge des Rückenmarks dieselbe Configuration zeigen; nur im caudalsten Theile erscheint eine allmähliche Verkleinerung; verschiedene Massenverhältnisse der grauen Substanz je nach der proximalen oder distalen Hälfte des Markes (analog der Cervical- und Lumbalanschwellung) finden sich hier nicht vor. Die Vorder-

hörner sind ventral abgerundet, während die Hinterhörner durch die geringe Entwickelung der Hinterstränge sowie durch die äusserst breite graue Hintercommissur beinahe plump erscheinen. Im Vorderhorn sind hauptsächlich drei Zellgruppen zu unterscheiden: eine mediale, eine laterale und eine centrale. Besonders stark entwickelt erscheint die laterale Gruppe. Bemerkenswerth sind jene ungewöhnlich grossen Nervenzellen, welche spärlich zerstreut zwischen den gewöhnlichen Zellen liegen und deren Grösse das Vier- oder Fünffache der übrigen Gebilde beträgt. Solche riesigen Zellen giebt es zerstreut auch im Hinterhorn.

Der elliptische Centralkanal ist von einem mehrfach geschichteten Zellring umgeben.

Bevor ich die Rückenmarkswurzeln beschreibe, erscheint mir betonenswerth deren Verhältniss zum Ganglion spinale. Dieses hat am Frontalschnitt eine dreieckige Gestalt mit abgerundeten Spitzen und ist in sagittaler Richtung ungefähr einer gedrängten Spindel ähnlich. Die Vorderwurzel streicht am ventralen Rand des Ganglion vorbei, während die Hinterwurzel mit einem ventral convexen Bogen die Mitte desselben durchzieht. Den Körper des Ganglion selbst durchqueren zwei Bündelchen, welche sich daselbst kreuzen. Der stärkere Fascikel erscheint als Ramus communicans anterior s. ventralis, als motorisches Element der Hinterwurzel, das schmächtigere Bündel ist der Ram. commun. post. s. dorsalis, als sensibles Element der Vorderwurzel. Die Wurzeln selbst ziehen zwischen Wirbel und Rückenmark zu resp. ab von demselben (s. Fig. 1).

Die Vorderwurzel erscheint am Rande des Markes noch als compactes Bündel, in der Substanz des Vorderstranges weichen deren Fasern fächerförmig auseinander und strahlen pinselförmig in das Vorderhorn ein. Hier vertheilen sich die Fasern folgendermaassen:

1) Sie verlieren sich im Vorderhorn derselben Seite.

2) Sie ziehen tief in das Vorderhorn, nahe am Hinterhorne, ein.

3) Sie passiren die Vordercommissur und treten in das contralaterale Vorderhorn ein.

4) Es entwickeln sich aus dem Fasernetz des Vorderhorns Fasern, welche in den contralateralen Vorderstrang ziehen.

Den wichtigsten Knotenpunkt der Faserung stellt die Vorder-

commissur dar. Dieselbe wird aus lauter Quer- und Schrägfasern gebildet und wird aus folgenden Fasern constituirt:

1) Aus Fasern, welche, wie oben erwähnt, aus der Vorderwurzel zum gekreuzten Vorderhorn und aus dem Fasernetz des Vorderhorns zum contralateralen Vorderstrang gelangen.

2) Aus Fasern, welche aus dem Seitenstrange durch die graue Substanz hindurch zum gekreuzten Vorderstrang ziehen. Dieselben stellen einen bedeutenden und wichtigen Antheil der Vordercommissur-Faserung dar und sind als solche bisher unbekannt. Auf die genauen Verlaufsverhältnisse dieser Fasern eingehend, sei vor Allem bemerkt, dass sie aus allen Gegenden des Seitenstranges entspringen; sie tauchen zumeist knapp am Rande des ventralen, mittleren oder dorsalen Drittels des Seitenstranges auf, durchqueren denselben, ziehen in das Vorderhorn hinein, und indem sie sich der Vordercommissur nähern, gelangen die Fasern immer enger aneinander rückend durch die Vordercommissur in den gekreuzten Vorderstrang. Durch diesen fächer- oder radienförmigen Verlauf (der Knotenpunkt der Radien liegt in der Vordercommissur) wird das Vorderhorn von einer Anzahl von Fasern durchquert, welche natürlich nicht alle als einzige, ununterbrochene, den Seitenstrang mit dem gekreuzten Vorderstrang verbindende Faser sich repräsentiren. Doch da es mir gelungen ist an zahlreichen Präparaten den oben beschriebenen Verlauf an continuirlichen Zügen zu eruiren und zweifellos zu constatiren, so kann auch über die Bedeutung der Fragmente kein Zweifel obwalten. — Es sei gleich hier erwähnt, dass diese Fasern nicht etwa eine Verbindung zwischen der Seiten- und Vorderpyramide darstellen, schon deshalb, weil sie aus den verschiedensten Punkten des Seitenstranges entspringen, auch weil die Blindschleiche als extremitätenloses Thier über eine nennenswerthe Pyramide nicht verfügt (s. Fig. 4).

3) Aus Fasern, welche in S-förmiger Krümmung aus dem Hinterhorn durch die Vordercommissur zum contralateralen Vorderstrang verlaufen. Es sei sofort bemerkt, dass ich die Fasern als solche unzweifelhaft constatiren konnte, d. h. ich sah solche, welche einestheils aus dem lateralen, andererseits aus dem medialen Theil des Hinterhorns plötzlich auftauchend, durch die Vordercommissur zum gekreuzten Vorderstrang zogen (s. Figg. 2 u. 3). Ich vermochte aber die

Verbindung dieser Fasern mit der Hinterwurzel resp. Hinterstrang nicht sicher zu eruiren. Aus manchen Bildern konnte ich nur die Vermuthung aufstellen, dass die besprochenen Fasern mit jenen an der Grenze des Seitenstranges im lateralen Theil des Hinterhorns befindlichen Längsbündelchen zusammenhängen, in welche eigentlich die laterale Portion der Hinterwurzel übergeht.

Der Fasc. medull. inf. s. ventralis empfängt Fasern aus dem contralateralen Seitenstrang, und zwar auf doppelte Art: a) die Faser zieht in derselben Schnittebene, also in einer frontalen Ebene zum Seitenstrang, oder b) die Faser verläuft in sagittaler Richtung in der Vordercommissur bis zum nächsten Rückenmarkssegment, woselbst sie dann, in die frontale Ebene umbiegend, zum gekreuzten Seitenstrang zieht. Dieser Verlauf ist natürlich nur an Längsschnitten zu sehen.

Die Hinterwurzeln zweigen in zwei gleich starke Portionen, sobald sie an das Rückenmark herantreten, ab (s. Fig. 1):

1) In die mediale Portion, deren Fasern direct in den Hinterstrang strahlen, indem sie theils in den äusseren, theils in den inneren Abschnitt desselben gelangen.

2) In die laterale Portion, welche in Bogenform den dorsalsten Theil des Seitenstranges umkreisend, die gelatinöse Substanz des Hinterhorns passirend, sofort in die Längsrichtung umbiegt, sobald die Fasern in das Hinterhorn gelangt sind; diese bilden sodann jene schmächtigen Bündelchen, welche an der Grenze des Seitenstranges und Hinterhorns sich befinden — Längsbündelchen der Hinterwurzeln. —

Diese Verhältnisse sind besonders an Schrägschnitten leicht zu demonstriren, woselbst der directe Uebergang der lateralen Portion in die Längsbündelchen der Hinterwurzeln klar zu sehen ist. An solchen Schnitten bemerkt man noch zwei wichtige Thatsachen. Vor allem, dass die Längsbündelchen eigentlich in die Grenzschicht des Seitenstranges übergehen, womit gesagt ist, dass daselbst entschieden sensible Elemente enthalten sind. Sodann, dass spärliche Fasern von der medialen Hinterwurzel-Portion zur lateralen verlaufen. Diese Verhältnisse waren besonders an Schnitten, welche von rechts nach links (oder umgekehrt) schief angelegt waren, sichtbar.

An schrägen Sagittalschnitten, deren Richtung vom Vorder-

horn zum Hinterhorn hinabfällt, zeigen sich die Verhältnisse der Hinterwurzeln folgendermaassen:

Die laterale Portion biegt bogenförmig in die Längsbündelchen der Hinterwurzeln um und senkt sich nach bereits kurzem Verlauf in den Seitenstrang.

Die mediale Portion strahlt in den Hinterstrang ein, woselbst der äussere Antheil der medialen Portion abwärts, der innere Antheil aufwärts sich wendet. Aus der lateralen Portion biegen Fasern abwärts in den Hinterstrang, gleichwie Fasern aus der medialen Portion aufwärts zur lateralen Portion ziehen. Es herrscht daher eine volle Reciprocität in den Faserabzweigungen der beiden Hinterwurzel-Portionen. Dieselben Verhältnisse sind besonders klar an Längsschnitten zu sehen, welche durch die Eintrittszone der Hinterwurzeln gelegt sind (s. Fig. 5). Bemerkenswerth ist, dass an schrägen Frontalschnitten Fasern von den Längsbündeln der Hinterwurzeln gegen den Centralkanal abzweigen, und somit meine Vermuthung, dass Fasern aus der lateralen Portion der Hinterwurzeln zum gekreuzten Vorderstrang vor dem Centralkanal ziehen, bestärken. In denselben Schnitten sind deutlich Längsfasern zu sehen, welche aus dem Seitenstrang plötzlich in die Querrichtung umbiegend, zur Vordercommissur gelangen. Aus den Längsschnitten, welche durch die Eintrittszone der Hinterwurzeln gelegt worden sind, erhellt, dass die letzteren sofort nach dem Eintritt in die Rückenmarkssubstanz in zwei Richtungen, in einen auf- und einen absteigenden Schenkel abzweigen. Aus dem absteigenden Schenkel verlaufen einestheils gewisse Fasern abwärts im äusseren Antheil des Hinterstranges, anderntheils im inneren Antheil des Hinterstranges aufwärts. Somit ist der descendirende Schenkel mit der medialen Portion der Hinterwurzeln identisch. Aus dem aufsteigenden Schenkel übergehen die Fasern überwiegend in die Längsbündel, womit der aufsteigende Zweig mit der lateralen Portion der Hinterwurzeln identisch ist. Es ist zu bemerken, dass einzelne Fädchen in absteigender Richtung aus der lateralen Hinterwurzel-Portion in den Hinterstrang, wie auch aus der medialen Portion in aufsteigender Richtung in die Längsbündelchen gerathen.

Eine weisse Hintercommissur ist äusserst schwach entwickelt und nur durch einige Fäserchen repräsentirt. Sie ziehen

quer von den Längsbündelchen der Hinterwurzeln der einen Seite zur anderen. Diese Züge sind besonders an den Cajal'schen Präparaten zu erkennen.

2. Rückenmark der entwickelten Ringelnatter — Tropidonotus natrix.

An diesem Thiere untersuchte ich hauptsächlich die distalen Theile des Rückenmarks. Besonders interessant und abweichend von der Blindschleiche gestalteten sich hier die Verhältnisse der Hinterwurzeln.

An den Hinterwurzeln kann man drei Portionen, und zwar die stark entwickelte mediale und mittlere, sowie die bedeutend schwächere laterale unterscheiden. Die Hinterwurzelfasern entspringen dem lateralen Antheil des Hinterstranges. Die medialen Fasern schmiegen sich dem inneren Rand des Hinterhorns an und wenden sich einestheils in elegant geschwungenen Bögen, deren Concavität dem Centralkanal zugekehrt ist, in das Vorderhorn, zu dessen vorderer Zellgruppe; hier lösen sich die bis dorthin zumeist compacten Bündel in zahlreiche Fasern auf. Anderntheils, und dies gilt für die medialsten Fasern, umkreisen sie den Centralkanal, um sich in die Vordercommissur einzusenken. Somit hat die mediale Portion der Hinterwurzeln einen zweifachen Verlauf: die mehr äusseren Fasern derselben bilden die sog. Anteroposteriores, d. h. die direct in das Vorderhorn einstrahlenden Hinterwurzeln; die mehr inneren Fasern der medialen Portion hingegen wenden sich mit einem auswärts convexen Bogen, den Centralkanal umkreisend, zur Vordercommissur, um in den contralateralen Vorderstrang sich einzusenken.

Die Fasern der mittleren Portion bieten folgende Verlaufsverhältnisse. Dem äusseren Antheil des Hinterstranges entspringend, durchschneiden sie die innere Hälfte der gelatinösen Substanz des Hinterhorns; ein Theil der Fasern wendet sich bogenförmig den Längsbündeln der Hinterwurzeln zu, um in denselben zu enden, wobei sie so ziemlich am vorderen Rand der gelatinösen Hinterhornsubstanz vorbeiziehen, während der andere in gestrecktem Verlauf die laterale Zellgruppe des Vorderhorns erreicht und zwischen diesen sich auflöst. Die erwähnten Längsbündel der Hinterwurzeln erscheinen als kreisrunde Querfascikeln

entlang dem ganzen vorderen Rande der gelatinösen Masse, sich beinahe bis zum Hinterstrang erstreckend, in der spongiösen Substanz eingebettet.

Die schwach entwickelte laterale Portion erscheint in erkennbarer Form eigentlich erst am hinteren Rande der gelatinösen Substanz, welche hart an die Peripherie des Rückenmarks heranrückt, ohne von nennenswerther Marksubstanz bedeckt zu sein. Daselbst verlaufen sehr feine Fäserchen in spärlicher Anzahl, um in die Lissauer'sche Randzone überzugehen, welche als ein dreieckiges Feld zwischen den vorderen und lateralen Rand der gelatinösen Substanz des Hinterhorns und dem hinteren Rand des Seitenstranges, am Rande des Rückenmarks erscheint (s. Figg. 6, 7, 8).

Bedeutend ist der Antheil der Hinterwurzeln an der Bildung der hinteren Commissur. Ich konnte drei Portionen der Hintercommissur unterscheiden. Es giebt nämlich einen dorsalen (hinteren), einen mittleren und einen ventralen (vorderen) Antheil derselben. Die dorsale Portion ist aus einigen Fasern gebildet, welche, dem Hinterstrange entspringend, eng dem inneren Rande des Hinterhornes sich anschmiegend, die Mittellinie passiren, um im contralateralen Hinterstrange, fortwährend an dessen innerem Rande verlaufend, sich zu verlieren. Viel mächtiger erscheint die mittlere Portion der Hintercommissur, welche in einer elegant geschlängelten flachen Wellenlinie von den Längsbündeln der Hinterwurzeln der einen Seite zur anderen zieht (s. Fig. 6). Der Wellenberg ist gegen den Centralkanal gewendet, die beiden Wellenthäler liegen zwischen den einzelnen Häufchen der Längsbündel. Am schwächsten entwickelt präsentirt sich die ventrale Portion der Hintercommissur, welche in der Form von 2—3 Bogenfädchen mit ventraler Concavität den Centralcanal umfassen. Sie entspringen anscheinend der centralen grauen Masse, es gesellen sich jedoch Fasern hinzu, welche, aus dem Hinterhorne entspringend, entlang der Mittellinie zum dorsalen Pol des Centralcanals gelangen (s. Figg. 7 u. 8).

Die Fasern der Vordercommissur stammen zum Theil, wie bereits erwähnt, aus der medialen Portion der Hinterwurzeln. Ein beträchtlicher Antheil jedoch wird aus Seitenstrangfasern gebildet, ähnlich wie dies bereits für die Blindschleiche zweifellos nachgewiesen wurde. Es entspringen nämlich aus jedem Theile

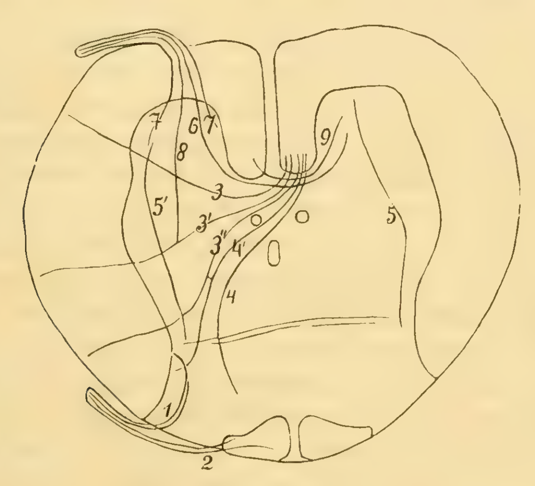
des Seitenstranges denselben quer durchsetzende Fasern, welche insgesammt einem Centralpunkt, der Vordercommissur zustreben. Auf diesem Weg bilden die dorsalsten Fasern einen nach innen und rückwärts, die ventralsten einen nach aussen und rückwärts convexen Bogen. Die meisten Fasern ziehen vom Rande des Seitenstranges durch die graue Substanz und Vordercommissur direct in den contralateralen Vorderstrang ein. Besonders beachtenswerth erscheinen jene Faserzüge, welche aus der Gegend der Longitudinalbündel und dem diesen benachbarten Seitenstrange in gestrecktem, geradem Verlaufe direct dem Centralcanal resp. Vordercommissur zusteuern.

Ein fernerer Antheil der Vordercommissur-Fasern stammt aus dem Vorderhorne resp. Vorderwurzeln. Dieselben zerfahren ebenso pinselförmig im Vorderhorne und verlieren sich zwischen den motorischen Nervenzellen, als dies bei der Blindschleiche geschah.

Uebersicht.

Vergleichen wir nun das Rückenmark beider untersuchten Thiere, so fällt vor Allem auf, dass es in Bezug auf den Faserverlauf in der grauen Substanz eine erfreuliche Uebereinstimmung zeigt. Diese Uebereinstimmung konnte theils durch directes Wiedererkennen gewisser Züge constatirt werden, theils dadurch, dass die richtige Deutung gewisser Fasern durch den bereits festgestellten Verlauf des schematischen Rückenmarks der Blindschleiche vollzogen wurde. Letztere Art der Feststellung bezieht sich insbesondere auf die Fasern der Ringelnatter, welche aus dem Seitenstrange durch die graue Substanz, die Vordercommissur passirend, in den Vorderstrang ziehen. Es war nämlich dieser Zug am Rande der Blindschleiche mit einer derart überzeugenden Klarheit zu sehen, dass kein Zweifel an der Existenz solcher Fasern aufkommen konnte. Nun sah ich im Rückenmarke der Ringelnatter Faserzüge, welche aus dem Seitenstrange in die graue Substanz mit einer unverkennbaren Tendenz zur Vordercommissur verliefen. Waren diese Züge daselbst nicht immer ununterbrochen zu sehen, so erkannte man leicht an den folgenden Serienschnitten die dazu gehörigen Fragmente, welche zur Vordercommissur zogen.

Am präcisesten liessen sich am Rückenmarke der Ringelnatter die Verhältnisse der Hinterwurzeln feststellen. Es sei mir gestattet, an diesem Orte hervorzuheben, dass die folgenden Faserzüge: 1) directe Hinterwurzelfaser durch die Vordercommissur zum gekreuzten Vorderstrange und 2) directe Hinterwurzelfasern zum Vorderhorn derselben Seite, für die Ringelnatter sicher constatirte Thatsachen repräsentiren. Ad 1) bemerke ich, dass derart directe zweifellose Faserzüge, wie an der Fig. 8, in reinster Form im caudalsten Theil des Rückenmarks sich finden liessen, während in den höheren Niveaux bereits die Zusammengehörigkeit solcher Faserfragmente, welche von den Hinterwurzeln zur Vordercommissur zogen, erst durch meine Reconstructionsmethode, mittelst welcher sie genau zusammengefügt wurden, demonstrirbar war. Suchen wir nun eine ähnlich verlaufende Faser im Blindschleichen-Rückenmarke, so fällt uns sofort die mit 4 und 4′ bezeichnete im Schema der Blindschleiche auf. Dieselbe zieht eines-



Anguis fragilis-Schema.

theils von jenem Abschnitte des Hinterhorns, woselbst die sog. Längsbündel liegen, anderntheils vom etwa der spongiösen Substanz der Ringelnatter entsprechenden Theile des Hinterhorns, durch die Vordercommissur zum gekreuzten Vorderstrang. Bei der Deutung dieser Faser müssen folgende Umstände in Betracht gezogen werden. Die Faser 4′ kann als eine aus dem Seitenstrang zum gekreuzten Vorderstrang ziehende betrachtet werden,

wofür jenes Bild sprechen könnte, an welchem — wie dies auch im Schema angedeutet ist — die Faser hart an der Grenze des Seitenstrangs gegen diesen in der Gegend der Längsbündel eine kleine Biegung macht. Doch hier ist zu bemerken, dass die Faser durch diese Biegung eben in jenen Grenztheil des Seitenstranges gelangt, wohin die Längsbündel der lateralen Hinterwurzelportion einstrahlen. Somit kann Faser 4′ zwanglos als eine durch die medialste Randzone des Seitenstrangs verlaufende Hinterwurzelfaser betrachtet werden. Dass aber Faser 4 eine zweifellos aus dem Hinterhorne zum gekreuzten Vorderstrang ziehende sei, ist sicher, nur ist hier wieder die Art des Zusammenhanges derselben mit der Hinterwurzel nicht klar. Ob nun diese Faser eine Edinger'sche, d. h. eine aus der spongiösen Hinterhornsubstanz entwickelte oder aber eine directe Hinterwurzelfaser in jenem Sinne, wie für die Ringelnatter bereits nachgewiesen, konnte ich nicht entscheiden. — Nach alldem gilt als sicher, dass directe Fasern aus dem Hinterhorn zur Vordercommissur ziehen, während als höchst wahrscheinlich Hinterwurzelfasern, welche, die mediale Randzone des Seitenstrangs passirend, durch die Vordercommissur in den gekreuzten Vorderstrang gelangen, anzunehmen sind. — Letzteren Hinterwurzelfasern analoge Züge sind bei der Ringelnatter ebenfalls aufzufinden. Es sind dies jene Fasern, welche aus der Gegend der Längsbündel in geradem Verlauf der Vordercommissur zusteuern. Ich bin daher der Meinung, dass die Hinterwurzelfasern der mittleren Portion bei der Ringelnatter in die Längsbündel- resp. in die Grenzschicht des Seitenstrangs übergehen, und nach einem gewissen sagittalen Verlauf in die Frontalebene umbiegen, das Vorderhorn durchqueren, um zur Vordercommissur zu gelangen. Weiter unten weise ich nach, dass die laterale Hinterwurzel-Portion der Blindschleiche ein Analogon der mittleren Hinterwurzel-Portion der Ringelnatter ist.

Ad 2) waren die sog. Anteroposteriores am Rückenmarke der Ringelnatter sicher zu constatiren. Ich verweise einfach auf Fig. 6, wo sie deutlich hervortreten. Am Rückenmarke der Blindschleiche kommen diesbezüglich die Fasern 5 und 5′ in Betracht. Dieselben entspringen von der Gegend der Longitudinalbündel und ziehen einestheils zur lateralen, anderntheils zur medialen Zellgruppe des Vorderhorns. Ihren Zusammenhang mit

der Hinterwurzel konnte ich nicht eruiren, wohl aber vermuthen, dass sie einfach die Fortsetzung der Längsbündel, also der lateralen Hinterwurzel-Portion darstellen. Somit repräsentiren die Fasern 5 und 5′ die Anteroposteriores der Blindschleiche.

Es erübrigt mir nur noch, die engeren Verhältnisse der Hinterwurzeln und der Hintercommissur zu erörtern.

Die Hinterwurzeln der Ringelnattern weisen, wie gezeigt wurde, drei Portionen auf, eine mediale, eine mittlere und eine laterale. Es wurde beschrieben, dass die mächtigen medialen Bündel einestheils tief in den Hinterstrang eindringen, anderntheils als directe Fasern in die Vordercommissur und in das Vorderhorn derselben Seite ziehen; dass die gleichfalls starke mittlere Portion vor der Substantia gelatinosa in die Längsbündel übergeht; die verschwindend kleine laterale Portion am äusseren Rand des Hinterhorns zur vorne liegenden Lissauer'schen Randzone zieht. Bei der Blindschleiche liessen sich sicher nur zwei Portionen der Hinterwurzeln, welche aus gleichen und starken, grobkalibrigen Nervenfasern bestehen, unterscheiden; die mediale strahlte direct in den Hinterstrang und zwar in dessen lateralen wie medialen Abschnitt ein, während die laterale, in die Längsbündel übergehend, schliesslich in der medialen Randzone des Seitenstrangs ihren Platz fand. Dabei liessen sich gegenseitig communicirende Zweige zwischen den einzelnen Portionen bestimmen. Eine vollkommene Parallele zwischen den Verhältnissen der Hinterwurzeln der Blindschleiche und Ringelnatter ist nicht zu ziehen. Ich vermisste eine Lissauer'sche Randzone bei der Blindschleiche, was sich daraus erklären liess, dass sich in den Hinterwurzeln lauter gröbere Nervenfasern vorfanden, feinere fehlten total; ferner fehlt die Fortsetzung der medialen Hinterwurzel-Portion in Anteroposteriores bei der Blindschleiche, letztere müssen hingegen als aus der lateralen Hinterwurzel-Portion entspringend angenommen werden. Doch dieser Einwurf ist nur ein scheinbarer, indem die laterale Portion bei der Blindschleiche vermöge ihres directen Ueberganges in die Längsbündel als der unanfechtbar eigentliche Vertreter der mittleren Hinterwurzel-Portion der Ringelnatter zu betrachten ist. Durch diesen Umstand wird die Parallele vollständiger, da bei der Ringelnatter einestheils die Anteroposteriores auch aus der mittleren Portion stammen, anderntheils — wie oben bemerkt — die aus dem

Seitenstrang resp. Längsbündeln der Vordercommissur zustrebenden Fasern der mittleren Portion entspringen.

Die hintere Commissur erwies sich bei der Ringelnatter aus drei Portionen bestehend, von welchen die schwächste, unbestimmten Ursprungs, die ventrale, die stärkste die aus den Longitudinalbündeln stammende mittlere, die mittelstarke von einem Hinterstrang zum andern ziehende dorsale Portion ist. Bei der Blindschleiche liessen sich mit der Weigert'schen Kupferlackmethode nur einzelne, die Mittellinie passirende kurze Faserfragmente entdecken, während ich nach der Cajal'schen Imprägnation mehrere, der mittleren Portion der Ringelnatter entsprechende, gestreckt von einem Seitenstrang zum anderen verlaufende Fasern sah.

Alles zusammengefasst kann ich mich bei dem Vergleich der beiden Rückenmarke folgend äussern. Blindschleiche wie Ringelnatter weisen Fasern vom Seitenstrang zum gekreuzten Vorderstrang gemeinsam auf, ebenso besitzen sie sicher Anteroposteriores, wie auch Fasern aus dem Hinterhorne zur Vordercommissur. Während jedoch die Ringelnatter **directe** mediale Hinterwurzelfasern zur Vordercommissur sendet, ist es bei den Blindschleichen noch nicht endgültig festgestellt, wie ähnlich verlaufende Fasern aus der Subst. spongiosa des mittleren Hinterhornabschnittes mit den Hinterwurzeln zusammenhängen. Ich muss vielmehr als die Reconstruction einzelner Beobachtungen als directe Beobachtung jene Auffassung dahin stellen, dass die Fasern der lateralen Portion in die Längsbündel resp. in die Grenzschichte des Seitenstranges übergehend, durch die Vordercommissur in den contralateralen Vorderstrang gelangen.

II. Rückenmark höherer Vertebraten.

(Kaninchen, Katze und Fledermaus.)

Da das Rückenmark der Katze und des Kaninchens bereits durch mehrere Autoren, in letzterer Zeit durch Lenhossék, eingehend beschrieben wurde, so kann es nicht meine Absicht sein,

eine detaillirte descriptiv-anatomische Schilderung für diese Thiere zu liefern. Ich versuche hingegen jenes Schema, welches ich bei niederen Vertebraten auffand, mit dem Rückenmarke der von mir untersuchten höheren Wirbelthiere zu vergleichen, um herauszufinden, wie viel Uebereinstimmung zu constatiren sei. Es handelt sich darum, die bereits gefundenen Faserzüge der niedriger, daher einfacher organisirten Thiere im complicirten Rückenmarke wieder zu erkennen.

Hauptsächlich drei Züge sind es, deren Existenz bei den höheren Thieren nachzuweisen ist: 1) die Fasern aus dem Seitenstrange zum gekreuzten Vorderstrange, 2) Fasern der Hinterwurzeln zum gekreuzten Vorderstrang und 3) Hinterwurzelfasern in das gleichnamige Vorderhorn (Anteroposteriores).

Ad 1) waren am Rückenmarke einer vier Tage alten Katze folgende Verhältnisse sichtbar. Es findet sich hier eine stark und distinct entwickelte Vordercommissur vor. Dieselbe wird aus spitzwinklig sich kreuzenden Fasern gebildet, welche in den Vorderstrang ziehen. Aus dem Seitenstrang, und zwar aus dessen ventraler, mittlerer wie dorsaler Partie, zumeist von dessen Peripherie, hier und da aber auch aus dessen Grenzschichte, ziehen Fasern in die graue Substanz, woselbst sie mit dorsal gewendeter Convexität um den Centralkanal zur Vordercommissur gelangen. Diese Convexität ist an Fasern, welche aus der dorsalen Partie des Seitenstrangs entspringen, stärker ausgesprochen wie an jenen, welche aus der ventralsten Partie stammen und einen mehr gestreckten Verlauf aufweisen. Besonders erwähne ich eine Beobachtung, welche ich im Halsmarke machte. Daselbst sah ich eine Faser vom Rande des Seitenstrangs durch die graue Substanz und Vordercommissur direct und ohne Unterbrechung in den Vorderstrang ziehen. Auf diesen Befund lege ich ein um so grösseres Gewicht, als durch diese eine continuirliche Faser die Existenz von Fasern zwischen Seitenstrang und Vorderstrang wie bei der Blindschleiche nachgewiesen ist.

Das Rückenmark des entwickelten Kaninchen bot ähnliche Verhältnisse dar. Man sieht Fasern aus dem Seitenstrang in die graue Substanz ziehen, welche im Niveau des Centralcanals ihre Biegung machen, um zur Vordercommissur zu gelangen. Obschon diese Züge so manche Unterbrechung erleiden, da sie in einem ununterbrochenen Verlauf an einem Schnitte nicht anzutreffen sind,

so ist die Deutung derselben auf Grund der vorangegangenen Befunde unschwer.

Bei der Fledermaus erscheinen diese Fasern weniger distinct, da ihre Fragmente mehr zerstreut, nicht so eng und so zahlreich neben einander liegen, als bei der Katze und bei dem Kaninchen.

Ad 2) Bei der Katze treten die medialsten Fasern der Hinterwurzeln in schön geschwungenen Bögen in den Kopf des Hinterhorns ein und verlaufen ununterbrochen zum Centralcanal, woselbst sie mit jenen Fasern confluiren, welche oben erwähnt, vom Seitenstrang zum gekreuzten Vorderstrang ziehen. Ein derart zweifelloser Zug der Hinterwurzelfasern zur Vordercommissur wie bei der Ringelnatter konnte hier nicht nachgewiesen werden.

Ganz dieselben Verhältnisse konnte ich beim Kaninchen auffinden. Daselbst liessen sich gleichfalls starke Züge aus den medialen Hinterwurzelfasern mit einer entschiedenen Tendenz zur Vordercommissur verfolgen (S. Fig. 10). Doch der unmittelbare Uebergang durch die Vordercommissur in den gekreuzten Vorderstrang konnte nicht sicher constatirt werden. Bemerken möchte ich hier aber, dass ich etwa eine Umbiegung dieser Fasern in lateraler Richtung zum Vorderhorn derselben Seite, wie dies Lenhossék ausdrücklich hervorhebt, entschieden nicht beobachten konnte, somit in denselben Anteroposteriores nicht erblicken kann.

Bei der Fledermaus war aber dieser Zug am schwächsten vorhanden, so dass ich die um den Centralcanal bogenförmig verlaufenden Faserfragmente ohne vorangehende Kenntniss ähnlicher Verhältnisse zu deuten nicht im Stande gewesen wäre. Es kommen nämlich aus den medialen Hinterwurzelfasern Züge, welche in den Serienschnitten in der Form einzelner Fragmente den Centralcanal umgeben; die Fragmente bilden in toto einen auswärts convexen Bogen; ihr sicherer Uebergang in die Vordercommissur wurde hier ebenfalls nicht zweifellos constatirt.

Viel positivere Angaben kann ich ad 3) d. h. über Fasern aus den Hinterwurzeln zu dem Vorderhorn derselben Seite anführen. Die Anteroposteriores treten besonders distinct entwickelt und in klarer Form in der Cervicalanschwellung der Fledermaus (s. Fig. 9) auf. Sie stammen aus der medialen Portion

der Hinterwurzeln, welche zumeist aus dem lateralen Antheil des Hinterstrangs ausgehend, in einem continuirlichen Zug zur lateralen Gruppe der Vorderhornzellen verlaufen. Inwiefern Fasern von den Anteroposteriores in den Seitenstrang abzweigen, kann ich nicht sicher entscheiden, vermag jedoch die Bemerkung nicht zu unterdrücken, dass ich Bilder sah (s. Fig. 9), an welchen sich Aeste für den Seitenstrang abzuspalten schienen.

Genügend klar repräsentiren sich die Anteroposteriores des Kaninchens, während bei der vier Tage alten Katze die Fragmente derselben nicht mit erwünschter Klarheit zu sehen waren.

Die Fasern der mittleren Hinterwurzel-Portion ziehen bei den erwähnten drei Thierspecies ebenfalls zur Grenzschicht des Seitenstranges und gehen in die Längsbündel über. In Anbetracht dessen, dass sich hier Fasern aus dem Seitenstrang zum gekreuzten Vorderstrang entschieden nachweisen liessen, und dass ferner Fasern aus der mittleren Hinterwurzel-Portion in den Seitenstrang übergehen, bin ich der Ansicht, dass die Hinterwurzelkreuzung beim Kaninchen, bei der Fledermaus und Katze durch den längeren Weg: mittlere Hinterwurzel — Seitenstrang — Vordercommissur — Vorderstrang — repräsentirt ist.

Bei einem Vergleich der Schemata von den untersuchten niederen wie höheren Vertebraten sei vor Allem constatirt, dass dieselben eine gewisse, jedoch nicht vollständige Uebereinstimmung zeigen. Der Mangel gibt sich besonders darin kund, dass ich bei den höheren Vertebraten den continuirlichen Uebergang der Hinterwurzelfasern, oder nach Kölliker's Auffassung: Hinterwurzel-Collateralen in die Vordercommissur nicht mit jener Sicherheit nachweisen konnte, mit welcher mir dies bei der Blindschleiche, insbesondere am Rückenmark des Tropidonotus natrix gelungen ist.

Auf Grund meiner Angaben wird also die Edinger'sche Behauptung, dass im Vorderseitenstrang die gekreuzten Hinterwurzelfasern verlaufen, bekräftigt, jedoch mit der Modification, dass diese Fasern (zumindest beim Tropidonotus natrix) ohne eine zellige Unterbrechung im Hinterhorne diesen Weg zurücklegen; sie wird aber auch erweitert, indem ich jene Auffassung

statuirte, dass gewisse Hinterwurzelfasern, d. h. deren mittlere Portion (resp. laterale der Blindschleiche) erst die Grenzschichte des Seitenstrangs passiren müssen, um wieder in die graue Substanz umzubiegen, und aus dieser durch die Vordercommissur zum gekreuzten Vorderstrang zu gelangen. Diese Art der Hinterwurzel-Kreuzung möchte ich bei den höheren Thieren auch als vorhanden bezeichnen. Durch letztere Auffassung bekommt der Seitenstrang des Rückenmarks theilweise einen vorzüglich sensiblen Charakter und Bedeutung, für welche auf anatomischen Verhältnissen beruhende Ansicht auch die Thier-Experimente sprechen, wonach im Seitenstrang gewiss ein Theil der sensiblen Rückenmarksbahn verläuft.

Eine erfreuliche Coincidenz zeigte hingegen der Faserzug zwischen Seitenstrang und gekreuztem Vorderstrang der verschiedenen Thiere, denn für die Katze ist die Existenz desselben fast so sicher, wie er für die Blindschleiche über allem Zweifel steht. Beim ersten Blick dürfte diese Faser den Seitenstrang-Collateralen Kölliker's entsprechend, indem jedoch dieselbe aus dem Seitenstrang austreten, nicht frei in der grauen Substanz endet, sondern per commissuram in den Vorderstrang sich einsenkt, muss sie als ein von den Collateralen abweichender, höchstwahrscheinlich central verlaufender Zug aufgefasst werden. Diese Fasern sind ursprünglich Längsfasern des Seitenstranges, welche theils am inneren, theils am peripheren Rand desselben bogenförmig in die Querebene umbiegen, um in die Vordercommissur resp. Vorderstrang zu gelangen.

Aus obigen Angaben ist es ersichtlich, dass ich im Rückenmarke eine doppelte Hinterwurzelkreuzung annehme: 1) eine kürzere, die Edinger'sche, d. h. Hinterwurzel — Vordercommissur — Vorderstrang, und 2) eine längere: Hinterwurzel — Seitenstrang — Vordercommissur — Vorderstrang, wo also die Hinterwurzel den Umweg durch den Seitenstrang zu machen hat.

Auf die oben entwickelten Verhältnisse und Deutungen wäre ich nicht gekommen, falls ich als Ausgangspunkt meiner Untersuchungen das complicirte Säugermark gewählt hätte. Das überraschend einfache Rückenmark des Blindschleichen-Foetus, welches in Folge seiner wirklich schematischen Faserung zum Erkennen der Verlaufsverhältnisse ein vorzügliches Object abgiebt, erleichterte mir die Aufgabe ungemein; die mit den einfachen

Faserungsverhältnissen verbundene Klarheit des Objectes lässt aber auch die vergleichend anatomische Untersuchung beim Studium der Faserung als eine der verlässlichsten Methoden erscheinen. Eben im Verlaufe meiner Arbeiten über Rückenmarksfaserung konnte ich mich vollinhaltlich von der Wahrheit des Edinger'schen Ausspruchs überzeugen: Es muss eine Anzahl anatomischer Anordnungen geben, die bei allen Wirbelthieren in gleicher Weise vorhanden sind, diejenigen, welche die einfachsten Aeusserungen der Thätigkeit des Centralorgans ermöglichen. Es gilt nur immer dasjenige Thier oder diejenige Entwickelungsstufe irgend eines Thieres ausfindig zu machen, bei der dieser oder jener Mechanismus so einfach zu Tage tritt, dass er voll verstanden werden kann. Hat man das Verhalten einer solchen Einrichtung, eines Faserzuges, einer Zellanordnung, nur einmal irgendwo ganz sicher gestellt, so findet man sie gewöhnlich leicht auch da wieder, wo sie durch neu Hinzugekommenes mehr oder weniger undeutlich gemacht wird. — Das Auffinden solcher Grundlinien des Hirnbaues aber scheint die nächstliegendste und wichtigste Aufgabe der Hirnanatomie. Kennen wir nur erst einmal sie, so wird es leichter sein, die complicirten Einrichtungen zu verstehen, mit denen das höher organisirte Gehirn arbeitet.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel IX.

Blindschleiche.

Fig. 1. ra = Vorderwurzel, x = Kreuzung der Wurzelantheile im Spinalganglion, rp = Hinterwurzel, Ggl sp = Spinalganglion.

Fig. 2. Faser aus dem Hinterhorn direct in den contralateralen Vorderstrang ziehend.

Fig. 3. Dasselbe.

Fig. 4. Fasern aus dem Seitenstrang zum gekreuzten Vorderstrang.

Fig. 5. Längsschnitt in der Ebene der beiden Hinterwurzeln. rp = Hinterwurzel, hk = Längsbündelchen, fp = Hinterstrang.

Ringelnatter.

Fig. 6. Deutlich sichtbar die mittlere Portion der Hintercommissur, die Anteroposteriores, die mittlere Portion der Hinterwurzeln.

Fig. 7. Sichtbar die ventrale Portion der hinteren Commissur, ferner die kürzere Kreuzung der Hinterwurzeln.

Fig. 8. Kürzere Kreuzung der Hinterwurzeln, d. h. Hinterwurzelfasern, welche ohne Unterbrechung in den gekreuzten Vorderstrang einstrahlen. Distales Mark.

Fledermaus.

Fig. 9. Distinct entwickelte Anteroposteriores.

Kaninchen.

Fig. 10. Directe Hinterwurzelfasern zur Vordercommissur strebend.

Sämmtliche Figuren sind mittels Zeichenapparat (Zeiss) genau copirt.

(Aus dem histologischen Institut der Universität Wien.)

Ueber die Zungendrüsen von Anguis, Pseudopus und Lacerta.

Ein Beitrag zur Kenntniss der einzelligen Drüsen.

Von

Dr. Rudolf Frh. v. Seiller,
Assistent am zoologisch-vergl.-anatom. Institut der Universität Wien.

Hierzu Tafel X—XIII.

Vorliegender Arbeit, welche unter der Leitung des Herrn Geheimraths Leuckart in Leipzig begonnen und in den Instituten der Herren Hofrath Claus und Professor v. Ebner in Wien fortgesetzt und beendet wurde, lag ursprünglich ein weit ausgedehnterer Plan zu Grunde. Ihr Gegenstand sollte eine vergleichend-histologische Untersuchung der Saurierzunge sein. Bald musste ich mich einerseits von der Schwierigkeit eines solchen Unternehmens sowie von der Unmöglichkeit, es in absehbarer Zeit zu Ende zu führen, überzeugen; andererseits waren gleich die ersten Befunde bezüglich der Drüsenverhältnisse bei obengenannten Thieren dazu angethan, den Beobachter zu fesseln, so dass ich meine Untersuchungen auf dieses Gebiet beschränkte.

Ueber die Zungendrüsen der von mir untersuchten Thiere fand ich zu meiner Ueberraschung nur spärliche und theils sich widersprechende Angaben; sie vertheilen sich auf nur vier Arbeiten. Leydig (40) sagt von Lacerta, „dass die Zunge drüsiger Bildungen in ihrer Substanz entbehrt“. — Nach Reichel (56) verhalten sich die Zungendrüsen der Saurier ähnlich wie bei den Amphibien, nur seien sie bei den mit gablig getheilter Zunge versehenen Sauriern spärlicher und auf das hinter der Theilstelle befindliche Stück beschränkt. Weitere Angaben finden sich bei Reichel nicht vor.

Prinz Ludwig Ferdinand von Bayern (49) erwähnt bei Lacerta viridis eigenartige grössere Epithelzellen, welche in

weiten Buchten unter dem Seitenrande der Zunge vorkommen und die man als Drüsen deuten könnte. Ueber die Zungenschleimhaut von Anguis sagt er unter anderem: „Der Epithelbelag deckt die Zotten gleichmässig von der Tiefe bis zur freien Oberfläche. Er besteht aus einer mehrschichtigen Lage, einer oberflächlichen mit langgestreckten Zellen und einer tieferen mit kleineren Zellen. Die tiefsten Buchten zwischen diesen Zotten kann man aus mehrfachen Gründen als Drüsen deuten." Auch hält es Prinz Ludwig Ferdinand für zweifellos, dass an der Schleimhaut der Zunge von Pseudopus Pallasii die Buchten zwischen den zottigen Gebilden — er meint mit den letzteren die zottenartigen Papillen — Drüsen darstellen, deren untere blinde Enden ein- oder mehrfach erweitert sind. Gründe für seine Anschauung giebt er weder hier noch dort an.

Auch die Beobachtungen Holl's (28), welche zum grossen Theil zutreffen, sind nur morphologischer Natur. Holl sagt über die Zunge von Lacerta agilis: „. . . . in den Buchten zwischen den Falten ist im hinteren Abschnitte der Zunge Becherepithel, wie Fig. 5 lehrt. Die Buchten zwischen den Falten sind demnach als Krypten aufzufassen, welche geeignet sind, die Stelle der Drüsen zu vertreten, sie tragen meist weitere Ausbuchtungen. Während die Falten, welche die Krypten begrenzen, weiter vorne in der Nähe der freien Ränder Pflasterepithel tragen, findet man weiter rückwärts, dass die Ausbreitung des Becherepithels immer mehr um sich greift, so dass hinten nur die freien Säume der Falten mit Pflasterepithel bekleidet sind. Die Krypten sind aber nicht nur an der oberen Fläche der Zunge, sondern auch an deren unteren Fläche im hinteren Antheile zu finden, so dass man sagen muss, ein grosser Abschnitt der Zunge besitzt secretorische Funktion." . . . . „man kann die Krypten der Lacertilierzunge nicht mit den Zungendrüsen der Amphibien vergleichen, da die letzteren tubulöse, verzweigte, mit Cylinderepithel ausgekleidete Schläuche darstellen."

Im Allgemeinen wird der Autorität Leydig's gefolgt und die Zunge von Lacerta und Anguis als drüsenlos bezeichnet.

Meine Beobachtungen weichen von den hier angeführten — diejenigen von Holl ausgenommen — wesentlich ab; im directen Gegensatz zu Leydig's Behauptung habe ich gefunden, dass die Zunge von Lacerta und Anguis (wie Pseudopus) einen

ungeheueren Reichthum an drüsenartigen Elementen birgt, welche jedoch nicht im Sinne Reichel's aufzufassen sind.

Methodik.

Stets wurden die Gewebe vor dem Studium derselben an Schnitten im frischen Zustande, womöglich ohne Zusatzflüssigkeit, untersucht und die Befunde an Schnitten durch jene am lebenden Gewebe controlirt. Als indifferente Zusatzflüssigkeit verwendete ich 0,75 % Kochsalzlösung[1]. Als Fixirungsmittel kamen in Anwendung warme essigsaure Sublimatlösung, Flemming'sche Lösung, Müller'sche Flüssigkeit und concentrirte wässerige Picrinsäure.

Die Structur der Becherzellen, um die es sich im vorliegenden Falle hauptsächlich handelt, wird bei Anguis und Pseudopus nur durch Picrinsäure naturgetreu conservirt. Für Lacerta fand ich kein Härtungsmittel, welches die Drüsenzellen unverändert erhält. Für Tinctionspräparate eignet sich die vorhergehende Fixirung in Müller'scher Flüssigkeit wohl am besten; Flemming'sche Lösung macht die Zellgrenzen sowohl bei Epithel- wie Drüsenzellen sehr deutlich und eignet sich daher sehr gut für morphologische Untersuchungen; für die Untersuchung feinerer histologischer Verhältnisse gab ich dem Celloidin, als einem die Structur weit mehr schonenden Einbettungsmittel, vor dem Paraffin den Vorzug; letzteres diente hauptsächlich zur Anfertigung von Serien. — Unter den Färbungen leistete die Doppelfärbung mit Delafield'schem Hämatoxylin und wässerigem Eosin ausgezeichnete Dienste; Saffranin lieferte bei Celloidinpräparaten schlechte, bei Paraffinschnitten manchmal recht schöne Resultate. Die Methoden der Doppelfärbungen nach List (45) erwiesen sich für meine Objecte sehr wenig brauchbar. — Fixirung in Ueberosmiumdämpfen mit nachfolgender Färbung in

---

1) Leider gestatten meine Objecte nicht leicht eine Untersuchung ohne jede Zusatzflüssigkeit; besonders die Zunge von Lacerta, mit ihren dachziegelförmig sich deckenden Papillen, setzt jener meist grosse Schwierigkeiten entgegen. Um dem Bedenken, welches mehrere Forscher gegen die „Indifferenz" der sog. „indifferenten Flüssigkeiten" hegen, Rechnung zu tragen, muss ich erwähnen, dass ich mich von der vollkommenen Unschädlichkeit der $^3/_4$ % Chlornatriumlösung für meine Objecte überzeugt habe.

Methylenblau nach Langley (67) wurde einige male mit Erfolg in Anwendung gebracht[1]).

---

1) Ich glaube nichts Ueberflüssiges zu thun, wenn ich die von mir am meisten angewendete Methode detaillirter beschreibe: Die sofort nach Tödtung des Thieres demselben entnommene Zunge kommt auf 24 Stunden in concentrirte wässerige Picrinsäure. Hiernach wird 24 Stunden in fliessendem Wasser ausgewaschen; die Objecte erhalten dann einen leicht gelblichen Stich; sollte die Gelbfarbe noch intensiver sein, kann man ohne Gefahr noch 6—10 Stunden auswaschen. Hierauf wird mittelst 70% und 96% in absoluten Alcohol übertragen und nach den gewöhnlichen Regeln in Celloidin eingebettet. (Es empfiehlt sich, die Objecte nicht eher in 96% Alcohol zu geben, als bis der 70% A., der die durch das Wasser meist nicht ganz zu entfernende Picrinsäure auszieht, höchstens nur einen ganz leichten gelblichen Ton angenommen hat, was durch mehrmaliges Wechseln des Alcohols meist innerhalb eines Tages zu erreichen ist.) — Die Schnitte kommen aus 70% Alcohol auf ungefähr 1/4 Stunde in destillirtes Wasser und hierauf in die Farbstofflösung. Es kann vorkommen, dass selbst nach noch so sorgfältigem Auswaschen ein, wie es scheint, ziemlich grosser Ueberschuss von Picrinsäure zurückbleibt, der sich nachträglich an den Schnitten durch eine ziemlich intensive Gelbfärbung kundgiebt; es ist dann rathsam, dieselben noch 24 Stunden in 70% Alcohol zu lassen und hierauf in destillirtem Wasser, dem eine Spur Lithioncarbon zugesetzt ist, eine Stunde auszuwaschen, um womöglich den letzten Rest der Säure zu beseitigen. Hierauf gelangen die Schnitte in eine sehr schwache Lösung von Delafield'schem Hämatoxylin (auf 100 ccm dest. Wasser 3—4 Tropfen der concentrirten Farbstofflösung), wo sie 12—15 Stunden belassen werden, nach welcher Zeit sie ziemlich intensiv gefärbt sind; dann kommen sie in Brunnenwasser, 24 Stunden oder länger, wodurch ihre blaue Farbe an Intensität und Reinheit zunimmt, was bei Delafield'schem Hämatoxylin durch destillirtes Wasser im gleichen Maasse bekanntlich nicht zu erreichen ist. Die Nachfärbung mit Eosin geschieht am besten auf dem Objectträger. Man giebt auf den Schnitt nach Absaugung der überschüssigen Flüssigkeit einige Tropfen einer wässerigen, concentrirten Eosinlösung und lässt ungefähr 2—3 Minuten einwirken; man geht hierauf mit 96% Alcohol nach, bis fast kein Irisiren mehr bemerkbar ist; dann Bergamottöl und Einschluss in Balsam. — Warnen möchte ich vor einer Ueberfärbung mit Hämatoxylin, die sehr leicht eintreten kann, wenn man die geeignete Concentration der Lösung nur um weniges überschreitet.

I. Theil.

1. Die Zungendrüsen von Anguis fragilis.

Ich sehe von einer makroskopischen Beschreibung der Zunge, als hier überflüssig, ab und verweise statt dessen auf die beigegebene Abbildung (Fig. 1). Nur Einiges will ich vorausschicken, was vielleicht zum Verständniss des weiteren nothwendig sein dürfte.

Der grösste Theil der Zungenoberfläche wird von Papillen bedeckt, die, wie Leydig bemerkt, an blattförmige Darmzotten erinnern; nur ein dreieckiges Feld, vor dem Kehlkopf, zu dessen Aufnahme das hintere Zungenende eingekerbt ist, und die dunkelpigmentirten Zungenspitzen werden von ihnen freigelassen. An den Seiten setzen sie sich auf die untere Fläche des Zungenrandes fort. Ihre Länge ist in der Mitte der Zunge am grössten und nimmt von hier gegen das vordere und hintere Ende hin ab. Am rückwärtigsten Abschnitt der Zunge werden sie an den Seitenflächen so klein, dass sie auch als blosse Faltungen der Schleimhaut aufgefasst werden können.

Bei der mikroskopischen Untersuchung der Papillen im frischen Zustande erhält man zumeist ihre Seitenflächen zur Ansicht und somit das sie bedeckende Epithel in der Aufsicht. Man sieht polygonale, in der Regel 6eckige[1]) Felder als die freien Enden von Zellen (Fig. 2 a). Ihre Grösse kann sehr verschieden sein, doch wechselt dieselbe innerhalb bestimmter Abschnitte meist nicht erheblich, so dass man gewöhnlich Gruppen von nur grösseren und solche von kleineren Feldern findet, wenn auch an anderen Stellen Felder verschiedenster Grösse neben einander liegen. Sie sind stets von einem stark lichtbrechenden Contour begrenzt. Durch Verrückung der Schraube kann man sich überzeugen, dass — wie es erst den Anschein hat — die Felder nicht flach, sondern nach oben hin sachte gewölbt sind. Ihr Inhalt erscheint in der Form von deutlich wahrnehmbaren Körnchen; in der Mehrzahl der Felder sind sie ziemlich fein, doch

1) Ausserdem finden sich 5eckige, sehr selten 3- und 4eckige Felder; ferner solche, die an einer, an mehreren Seiten oder schliesslich allseitig ausgebaucht, bis kreisrund sind. Eine Erscheinung, die später erklärt werden soll.

kann man andererseits alle Stufen zwischen einer sehr groben und einer feinsten Granulirung unterscheiden; in manchen Feldern lässt sich selbst mittelst sehr starker Vergrösserung eine Granulirung sehr schwer oder gar nicht nachweisen, der Inhalt erscheint homogen. Ziemlich constant beobachtete ich dies am Grunde der interpapillären Buchten, sowie an den unteren Theilen der Papillen; Körnchen werden hier sehr selten angetroffen, während sie an allen übrigen Stellen, also bei der überwiegenden Mehrzahl der Felder, die Regel bilden. Ich wurde erst nach längerer Beobachtung auf diese Abhängigkeit der Beschaffenheit ihres Inhaltes vom Standorte aufmerksam, da es in Folge der sehr dichten Lagerung der Papillen selten gelingt, eine solche von ihrer Spitze bis zu ihrem Fusse zu verfolgen.

Gegen die Spitze der Papillen hin macht sich eine andere Anordnung der Felder geltend. Ihr allseitig directer Contact wird allmählich gelöst dadurch, dass andere Zellen, wie sie in den oberen Lagen geschichteter Plattenepithelien vorkommen, zwischen sie treten. Im Zusammenhang damit geben sie ihre polygonale Form auf und nehmen eine rundliche Gestalt an; ein stark lichtbrechender Grenzcontour ist nicht mehr wahrnehmbar. Die Abrundung erfolgt allmählich und hält mit der zunehmenden Isolirung gleichen Schritt (Fig. 2 a). An manchen Stellen lässt sich dies sehr schön beobachten; man kann sich überzeugen, dass die geringste beginnende Rundung mit der directen Nachbarschaft einer der vorhin erwähnten Zellen zusammenfällt. Zuerst stumpfen sich die Ecken an der der Spitze der Papille zugekehrten Seite der Felder ab, während diese an der entgegengesetzten Seite, mit welcher sie noch an die durchaus polygonalen Felder grenzen, scharfe Ecken und Kanten zeigen; die weiter vorgeschobenen Felder nehmen eine rundliche bis kreisförmige Gestalt an. Zugleich treten die Epithelzellen in immer steigender Anzahl auf, bis die Spitze der Papille nur mehr Plattenepithel aufweist. — Findet diese mit der Lockerung ihrer geschlossenen Anordnung stets verbundene Gestaltsveränderung an den Spitzen der Papillen fast immer statt, so lässt sich dieselbe Erscheinung weit weniger häufig an den tiefen Theilen der Papillen beobachten und zwar mit dem Unterschiede, dass hier die Felder nur von ein bis zwei Epithelzellen getrennt werden, um dann wieder in geschlossener Anordnung als scharf regelmässige Polygone zu

erscheinen (Fig. 26). — Was den Inhalt betrifft, stimmen runde und polygonale Felder mit einander überein; hier wie dort lässt er die erwähnten Unterschiede erkennen.

Am Rande der Papillen erscheint das Epithel derselben im Profil; die den polygonalen Feldern entsprechenden Zellkörper erweisen sich als Cylinderzellen, deren freies Ende in der Form eines flachen Hügels vorgewölbt ist (Fig. 2 e). Die Rundung der Papillen macht es unmöglich, an Längsansichten der Zellen ihren unteren Abschnitt zu erkennen. Soweit sie sichtbar, scheinen sie mit Körnchen erfüllt, die in einer helleren Zwischensubstanz eingebettet sind; auch hier lassen sich die bezüglich der Granulirung erwähnten Abstufungen — obwohl nicht so deutlich — beobachten. Der Kern ist, weil im unteren Theile der Zelle gelegen, meist nicht zu sehen oder zum mindesten so wenig deutlich, dass ich auf seine Beschreibung verzichten muss. An den Seiten, welche hier und da etwas ein- resp. ausgebaucht sind, werden die Zellen von einem stark lichtbrechenden Contour begrenzt. Auch ihr freies Ende zeigt einen scharfen, das Licht stark brechenden Rand; bei genauerer Untersuchung ergiebt sich jedoch, dass die Körnchen selbst die obere Grenze bilden, dass also das dem Contour entsprechende Gebilde sich nicht über das freie Zellende fortsetzt. Der Contour ist der Ausdruck einer Zellmembran, und der das freie Ende der Zelle begrenzende scharfe Contour die Projection des oberen Randes dieser Membran, wie dies auch bei den Magenepithelzellen von Biedermann (3) nachgewiesen wurde. — Nicht selten sieht man aus den freien Enden der Zellen einen homogenen, blassen, halbkugeligen Propf austreten, an anderen Stellen hat er fast Kugelform angenommen, indem er von der Zelle theilweise abgeschnürt und mit ihrem Innern nur durch eine schmale Brücke verbunden ist.

Wie in der Aufsicht, so lässt sich auch hier die allmähliche gegen die Spitze der Papille fortschreitende, durch Dazwischenlagerung anders gestalteter Elemente, der Plattenepithelzellen, bedingte Lockerung des Cylinderepithels im Zusammenhang mit der Abrundung seiner Zellen beobachten. Wie sich dort die Ecken des Polygons allmählich abrunden, weicht hier die cylindrische einer bauchigen bis birnförmigen Gestalt. Die Ausbauchung der Cylinderzellen nimmt mit der Menge der sie tren-

nenden Plattenepithelzellen zu und führt schliesslich zu Formen, wie sie typischen Becherzellen entsprechen.

Die beschriebenen Zellformen lassen keinen weiteren durchgreifenden histologischen Unterschied erkennen. Immerhin ist die Frage discutirbar, ob wir es hier mit zwei Zellarten zu thun haben. Was die morphologischen Unterschiede betrifft, so lassen sich dieselben ungezwungen durch Zuhülfenahme mechanischer Ursachen erklären. Die polygonalen Cylinderzellen werden dadurch, dass sich anders gestaltete Elemente zwischen sie einschieben, gezwungen, ihre cylindrische Gestalt sowie ihre polygonale Abplattung, welche andererseits wieder ein nothwendiges Ergebniss ihrer allseitigen Berührung ist, aufzugeben und eine abgerundete Form anzunehmen. Bezüglich des verschiedenen Aussehens des Zellinhaltes haben wir vor allem gesehen, dass die verschiedene Granulirung, sowie die Homogenität bei den polygonalen wie bei den runden Formen zu finden ist. Die Vermuthung, es mit secernirenden Zellen zu thun zu haben, fand sich durch spätere Beobachtungen und Versuche bestätigt. Mit Hinsicht auf das Gesagte sowie nach dem, was man von Drüsenzellen weiss, ist es wohl das Nächstliegende, die von der groben Granulirung bis zum homogenen Aussehen der Zellen führenden Abstufungen als den Ausdruck von verschiedenen Zuständen der Zellen zu deuten, welche Auffassung spätere Befunde auch rechtfertigten. Das Vorgebrachte lässt wohl die Annahme einer Zellart als nothwendig, zum mindesten als sehr wahrscheinlich erscheinen. — Am hintersten Abschnitt der Zunge werden ihre Ränder von Flimmerepithel bedeckt, in welches zahlreiche Becherzellen eingestreut sind; die Gruppirung der Elemente erinnert sehr an die entsprechenden Verhältnisse der Froschzunge.

Ich erwähnte vorhin, Becherzellen sehr ähnliche Formen beobachtet zu haben; dass jene in grosser Zahl an unserem Objecte vorhanden sind, beweist die Behandlung mit Silbernitrat. Das Gelingen der Imprägnation wird dadurch sehr erschwert, dass die äusserst dichte Aneinanderlagerung der Papillen das Eindringen der Flüssigkeit und insbesondere des Lichtes in die interpapillären Buchten nicht in genügendem Maasse gestattet; es ist daher rathsam, durch eine mässige Spannung der Quere nach ein Auseinanderweichen der Papillen zu bewirken. Man erreicht dies am besten dadurch, dass man die Zunge mit Nadeln,

die unterhalb des seitlichen Zungenrandes beiderseits schief eingestochen werden, auf einem Wachsteller befestigt, um dann durch ein mässiges Herabdrücken der Nadeln die erwünschte Spannung zu erzeugen. In dieser Lage des Objectes wird dann die Imprägnation vorgenommen. Die Becherzellen treten an auf diese Weise verfertigten Präparaten, in Glycerin untersucht, auf die bekannte Art in die Erscheinung: als rundliche, helle Blasen mit einem von den benachbarten Epithelzellen begrenzten Stoma. Vor allem überrascht die Massenhaftigkeit ihres Auftretens; sehr selten bekommt man ein Stückchen Epithel zur Ansicht, das frei von ihnen wäre. Meist liegen zwischen je zwei Becherzellen nur 1—2 Epithelzellen; oft berühren sich 2—3 Stomata direct, nicht selten thun dies 4—5, ich beobachtete sogar Gruppen von 8—9 aneinander liegenden Stomata. Sehr oft berühren sich Becherzellen, deren Stomata durch eine Epithelzelle getrennt sind, an ihrer Peripherie, wodurch es häufig zu gegenseitiger Abplattung kommt; schliesslich können sie sich in ihrer ganzen Länge berühren, in welchem Falle sie dann eine mehr cylindrische Gestalt annehmen (vgl. Fig. 3a, b, c).

Die Form der Stomata erweist sich im Gegensatze zu den gewöhnlichen Angaben als eine sehr mannigfaltige. Es möge mir gestattet sein, einige von diesen Angaben anzuführen, theils mit Hinblick auf die Autorität ihrer Verfasser, theils wegen der Bestimmtheit, mit welcher sie gemacht wurden. F. E. Schulze beschrieb in seinen für die Becherzellenlehre grundlegenden Untersuchungen (58) die Stomata der Becherzellen als eine rundliche, auffallend scharf begrenzte Oeffnung. Eimer (14) weist ausdrücklich auf die stets regelmässig runde und scharf contourirte Beschaffenheit der Stomata hin: „Besonders muss ich noch auf die Vacuolen mit unregelmässiger gerissener Begrenzung aufmerksam machen. Es erklären sich aus ihrer Verwechslung mit Becheröffnungen theilweise die Angaben verschiedener Autoren über unregelmässige, geschlitzte, zerrissene, sternförmige etc. Becheröffnungen. Becheröffnungen solcher Art kommen niemals vor: Die Stomata sind immer und ohne Ausnahme scharf geschnittene Löcher. Setzt man einem Präparat, nachdem sich darin Vacuolen gebildet haben, Osmiumsäure zu, so erhält man deutlich die scharf gezeichneten, untadelhaft runden Becheröffnungen, die scheinbar gerissenen sind verschwunden.“

Leydig, der Becherzellen verschiedenster Provenienz untersucht hat, sprach sich meines Wissens niemals genau über die Form der Stomata aus. Unter den neueren Bearbeitern der Becherzellen hat ein durch den Tod zu früh hinweggeraffter Forscher J. H. List (46) bei seinen umfassenden Beobachtungen nur kreisrunde, scharf begrenzte, „wie mit einem Locheisen hergestellte" Stomata beschrieben, und so thun dies auch die Mehrzahl der Autoren. — Kölliker (34) beschreibt die Becherzellen in der Zungenschleimhaut des Menschen und sagt über die Stomata: „Ueber jeder Becherzelle erscheint ein heller, rundlicher oder länglich runder Fleck, der den Eindruck einer Oeffnung macht." Unter den seiner Arbeit beigegebenen Abbildungen weist die Fig. 2 eine ziemliche Formenmannigfaltigkeit der Stomata auf; die kreisrunden Formen sind gegenüber den länglichen, unregelmässig runden in der Minderzahl. — Die Beobachtungen Merk's (50) an den Becherzellen der Oberhaut von Forellenembryonen stehen in directem Gegensatze zu jenen von Eimer; während dieser überhaupt nur runde, scharf geschnittene Stomata vorkommen lässt, hat Merk dieselben nur als „dreieckige oder polygonale oder meist spalt- und schlitzförmige Lücken" beschrieben. „Dabei", fährt Merk fort, „waren die Contouren nicht scharf, sondern gezackt, wie ausgenagt. . . . . Ich kann nicht umhin darauf aufmerksam zu machen, dass gerade das Studium der Stomata ein äusserst schweres ist, da einerseits dieselben meist in der Tiefe zwischen den Epithelzellen liegen, und andererseits Täuschungen unvermeidlich sind, wenn man nicht an einer grossen Zahl von Präparaten sichere Bilder auswählen kann". Ich kann Merk diesbezüglich nur beistimmen; es war mir niemals gegönnt, an den Becherzellen meiner Objecte im frischen Zustande etwas zu sehen, was ich mit voller Bestimmtheit für ein Stoma hätte erklären können. Nur einmal nahm ich mittelst Reichert's Apochromat 2 mm Oc. 18 eine unregelmässige zackige Figur wahr, welche mit der von Merk in Fig. 3 gegebenen Abbildung grosse Aehnlichkeit besass. Doch berechtigt mich dieser vereinzelte Befund selbstverständlich nicht zu einer Beschreibung der Stomata intra vitam.

An Silberpräparaten ist die Kreisform allerdings die häufigste, aber durchaus nicht die ausschliessliche. Dass sich Stomata berühren und sich dabei an den Berührungsflächen ab-

platten, habe ich bereits erwähnt; doch auch isolirt liegende besitzen eine ovoide, elliptische, linsenförmige Gestalt; andererseits finden sich unregelmässig runde, drei- bis viereckige Formen. Bei letzteren entspricht jede Seite des Drei- resp. Viereckes dem betreffenden Randtheile der das Stoma begrenzenden Epithelzellen. Die Grösse der Stomata kann sehr verschieden sein; mitunter ist sie fast gleich dem grössten Querschnitt der Zelle, ziemlich häufig treten sie als kleiner, brauner, unregelmässiger Fleck, manchmal als eine quere Linie auf (Fig. 3 a, b). Die Begrenzung der Stomata sieht manchmal eigenthümlich uneben, wie granulirt, aus. Die Ursache dieser Erscheinung dürfte in dem Umstande zu suchen sein, dass Partikelchen des Inhaltes beim Hervorquellen des letzteren hängen geblieben sind und sich mit gefärbt haben, wie dies bereits Eimer bemerkt hat. Frei von diesen Inhaltstheilchen sind sie meist scharf contourirt, doch kann man hier und da bei sehr genauer Einstellung feine Zäckchen am Begrenzungsrand wahrnehmen. — Ich habe die Stomata einer eingehenden Beschreibung unterzogen, da die Formen derselben zu einem späteren Punkt vorliegender Untersuchungen in Beziehung stehen. Vorläufig will ich nur betonen, dass das Vorkommen von schlitzförmigen und ausgezackten Stomata an Silberpräparaten im Zusammenhang mit den Beobachtungen von Merk, der solche Formen bei lebenden Becherzellen gesehen, der Behauptung Eimer's, dass man es hier mit durch Vacuolen von zerrissener Begrenzung bedingten Vortäuschungen zu thun habe, seine Stütze entzieht[1]).

Es lässt sich wohl kaum bezweifeln, dass die durch die Versilberung dargestellten Becherzellen jenen an frischen Präparaten beobachteten rundlichen Gebilden entsprechen. Wie dort, so lässt sich auch an Silberpräparaten ein allmählicher Uebergang von runden zu polygonalen resp. prismatischen Formen beobachten, zunächst an den Stomata. Diese nehmen an Grösse zu und platten sich an ihrem Rande ab. Die Abplattung erfolgt vice versa auf dieselbe Weise, wie dies früher für die Abrun-

---

1) Die Vacuolen, welche Eimer offenbar meint, kann man an Becherzellen stets beobachten; sie treten auf, wenn die Zellen abzusterben beginnen und können mit den Bildern, die Merk von den Stomata giebt, wohl kaum verwechselt werden.

dung beschrieben wurde. Die die Becher trennenden Epithelzellen werden kleiner und undeutlicher, sehen wie zerdrückt aus und finden sich nur mehr zwischen den obersten Theilen der Becherzellen, deren Körper sich zum grössten Theil direct berühren. Schliesslich lagert Zelle an Zelle, und sie präsentiren damit ihre freien Enden in der Aufsicht als polygonale Felder, welche Spuren einer Granulation hier und da erkennen lassen (Fig. 3c, d). An den Rändern von Epithelstücken sieht man oft die den Feldern entsprechenden Zellen; dieselben haben eine cylindrische Gestalt, an welcher hier und da noch die Andeutung der polygonalen Abplattung des Zellkörpers bemerkbar ist, welche in Folge der quellenden und macerirenden Wirkung des Glycerins allmählich verloren geht und sich eben nur an den freien Enden deutlich erhalten hat.

Wir sehen hier jene cylindrischen, polygonalen Zellen, welche bereits an frischen Objecten beobachtet wurden. Der allmähliche Uebergang jener in Becherzellen berechtigt uns, ihre freien Enden als den sogenannten Stomata der Becherzellen entsprechende Zellenmündungen aufzufassen; die sich darbietenden Unterschiede ergeben sich als nothwendige Folgen der verschiedenen Anordnung der Zellen. Vor allem sind die Ränder der polygonalen Mündungen niemals und nirgends so intensiv gebräunt, als die Stomata der Becherzellen. Diese Erscheinung lässt sich damit erklären, dass jene an keine Epithelzellen grenzen, deren Ränder an der Bräunung der Stomata jedenfalls den grössten Antheil nehmen, wovon man sich durch Betrachtung von Complexen, zusammenhängender Epithelzellen leicht überzeugen kann[1]. Zum Unterschiede von den Stomata der Becherzellen, welche meist ganz

1) Ein Verwechseln dieser mit den freien Enden an Cylinderzellen ist nicht gut möglich. Während nämlich erstere durchaus mit scharfen, gebräunten Kanten und Ecken aneinandergrenzen, zeigen die Begrenzungskanten der polygonalen Mündungen häufig sachte Einkerbungen, in welche dann entsprechende Ausbuchtungen der angrenzenden Zellen hineinpassen; auch sind die Ecken zuweilen stumpf und können sich sogar abrunden. Auch fehlt, wie bereits erwähnt, die intensive Bräunung; wir erkennen vielmehr an der stärkeren Lichtbrechung des Randes jenen, am frischen Präparate beschriebenen, hellen Contour wieder, der sich hier deutlich als der Ausdruck einer Zellhaut erweist.

hell sind, nimmt die Mehrzahl der polygonalen Mündungen eine lichtbraune Farbe an. Aber auch die Stomata resp. sogar der ganze Inhalt der Becherzellen können sich nach stärkerer Einwirkung des Silbers bräunen, wie schon Kölliker (34) und Eimer (14) hervorgehoben. Dass diese Bräunung bei den in Rede stehenden Cylinderzellen bei weitem häufiger der Fall ist, resultirt aus der Grösse der freien Fläche, welche sie der Einwirkung des Reagens darbieten.

Um die Zellen im isolirten Zustande zu studiren, verwendete ich Drittel-Alcohol und Müller'sche Flüssigkeit. Behandelt man ein Stückchen Zungenepithel mit Drittel-Alcohol auf dem Wege der Drainage, so kann man an den polygonalen Cylinderzellen, die ich zuerst auf ihr Verhalten gegenüber dem Reagens prüfte, schon nach einer Viertelstunde eine schwache Trübung des Inhalts erkennen; diese nimmt mit der Dauer der Einwirkung des Reagens zu und damit die Deutlichkeit der Granulirung ab. Diese Veränderung vollzieht sich jedoch in den einzelnen Zellen nicht mit gleicher Schnelligkeit. Nach drei bis vier Stunden hat es den Anschein, als ob sich die Ecken der Polygone allmählich abstumpfen wollten. Dieser Erscheinung geht eine ähnliche am Zellkörper voraus; während man nämlich in der Aufsicht bei hoher Einstellung die freien Enden der Zellen noch als Polygone sieht, gewahrt man bei tieferer Einstellung als optischen Querschnitt einer jeden Zelle eine Figur von noch polygonalem Umriss, jedoch mit theilweise abgerundeten Ecken.

Lässt man ein Stückchen Zunge 24 Stunden in Drittel-Alcohol, so ist dasselbe mit einer schleimigen, fadenziehenden Masse umzogen. Die microscopische Untersuchung zeigt, dass diese Masse aus einer ungeheuren Menge meist isolirter Becherzellen (nebst gewöhnlichen Epithelzellen und Flimmerzellen) besteht und offenbar auch aus deren Secret, dessen Entleerung das Reagens bewirkt hat. Merk (50) hat uns die Wirkung der gebräuchlichsten Reagentien auf lebende Becherzellen der Forellenembryonen mitgetheilt, und ich kann seine Beobachtungen bezüglich des Drittel-Alcohol zum grössten Theil an meinem Objecte bestätigen.

Die Formen der isolirten Becherzellen zeigen eine grosse Mannigfaltigkeit. Abgesehen von den verschiedenen Varianten der Becherform findet man sehr häufig cylindrische Becherzellen,

deren Stomata ebenso oder fast ebenso weit sind, als der grösste Querschnitt der Zelle. Das untere Ende der Zelle kann entweder in einen kürzeren oder längeren, den Kern enthaltenden Fortsatz auslaufen oder abgerundet sein. Die Fortsätze sind zuweilen winkelig abgeknickt und, wenn derartige Zellen neben einander liegen, dachziegelförmig über einander geschoben. Der Kern stellt meist eine stark glänzende, structurlose Masse dar; er ist gewöhnlich von einer granulären Masse, die sich oft an den Wänden der Theca hinaufzieht, umgeben und liegt meistens im tiefsten Theile der Theca. Die meisten Becherzellen sehen leer aus, ziemlich häufig ist innerhalb der Theca ein feines Fadenwerk sichtbar, einige enthalten noch wenige Körnchen, sehr wenige zeigen eine deutliche Granulirung. Die Theca erscheint als ein das Licht stark brechender Schlauch und ist oft besonders in ihrem oberen, verengten Abschnitt gefältelt. Das Stoma ist bei den Becherformen weniger weit als nach Einwirkung von Müller'scher Flüssigkeit, bei den cylindrischen Zellen zumeist gross (Fig. 5a).

Nicht selten gelangt ein zusammenhängender Complex der polygonalen Cylinderzellen in der Aufsicht zur Anschauung. An den meisten ist ein deutliches Hinneigen zur Abrundung[1]) bemerkbar, einige haben sogar Kreisform angenommen. In Folge dessen ist ihr allseitiger Contact aufgehoben, so dass dort, wo ehemals drei derselben zusammenstiessen, ein dreieckiger Spalt entstanden ist (Fig. 5 c). Ihre freien Enden sind offen und führen in einen cylindrischen Schlauch; ihr Inneres ist — wie bei den Becherzellen die Theca — leer oder enthält wenige, sehr selten viele Körnchen. Die cylindrisch-polygonalen Zellen haben sich in Folge der Einwirkung des Drittel-Alcohol in cylindrisch-runde Formen umgewandelt; in allen anderen Punkten ist ihr Verhalten dem Reagens gegenüber demjenigen der Becherzellen vollkommen gleich.

Ein grösseres Interesse bieten die Veränderungen, die an

1) Die Ursache der Abrundung ist offenbar eine Quellung des Inhaltes im Zusammenhang mit der Maceration der die Zellen verbindenden Kittsubstanz. — Man erhält auch Kelch- oder Trinkglas-ähnliche Formen, sowohl isolirt wie in situ; so fand ich sie an einem Drainage-Präparat an convexen Umbiegungsstellen der Papillen, wo ihren oberen Enden mehr Raum zur Ausbreitung geboten ist als an ihrem unteren Abschnitte (Fig. 5b, c).

unseren Zellen nach Einwirkung von Müller'scher Flüssigkeit auftreten. Sie vollziehen sich, wie Merk hervorhebt, sehr langsam, und lohnt es sich kaum der Mühe, die Objecte nach kürzerer als 24 stündiger Maceration zu untersuchen. Die Isolation durch Müller'sche Flüssigkeit ist keine so vollständige und rasche wie nach Drittel-Alcohol; man ist daher genöthigt, das betreffende Epithelstückchen zu zerzupfen.

Nach genannter Zeitdauer der Einwirkung erscheinen die Becherzellen etwas gequollen, das Stoma ist meist scharf begrenzt und kreisrund; Kern und um ihn die granulirte Masse sind deutlich sichtbar. Bezüglich der verschiedenen Zellformen gilt dasselbe, was beim Drittel-Alcohol gesagt wurde. Die Mehrzahl der Zellen zeigen ihren granulirten Inhalt noch sehr deutlich, doch erscheinen die einzelnen Körnchen etwas weniger distinct, in manchen Zellen hat es den Anschein, als ob sie im Begriffe wären, zu zerfliessen. — Nach 48 Stunden waren die Zellen mehr gequollen, die Deutlichkeit der Granulirung hat im Ganzen abgenommen, die Körnchen hatten ein eigenthümlich verwaschenes Aussehen; einige Zellen enthielten statt ihrer eine homogene Masse. — Nach vier- bis sechstägiger Einwirkung zeigten viele Zellen eine netzartige Structur ihres Inhaltes; oft nur durch einzelne, in einer undeutlich granulirten Masse liegende Fäden vertreten, nimmt sie in anderen Fällen die obere Hälfte der Zellen ein, während der untere Abschnitt noch mit Körnchen gefüllt ist. Unter starker Vergrösserung scheint es, dass von den zerfliessenden Körnchen spitz zulaufende Ausläufer ausgehen, sich mit einander in Verbindung setzen, und dass auf diese Weise das Netzwerk zu Stande kommt. Nach acht- bis zehntägigem Verbleiben in Müller-scher Flüssigkeit war das Netzwerk bei der Mehrzahl der Zellen weit mehr ausgebildet, und die Körnchen hatten an Zahl bedeutend abgenommen; in den Knotenpunkten des Maschenwerkes konnte man Körnchen erkennen; die Zahl der homogenen Zellen war eine viel grössere, sie waren stark gequollen, der schwach lichtbrechende Inhalt ragte zum Theil aus dem Stoma heraus; letzteres war in den meisten Fällen von sehr bedeutender Weite. — Nach vollständiger Härtung in Müller'scher Flüssigkeit, also nach vierwöchentlicher (oder bei einer Temperatur von 30 bis 40° C. achttägiger) Einwirkung erscheinen die meisten Zellen vollständig homogen, der gequollene Inhalt liegt zum grossen

Theil vor dem Stoma. In manchen Zellen sind noch Spuren eines Netzwerks wahrnehmbar, so auch hier und da in dem hervorgequollenen Inhalt; manche Zellen zeigen in ihren unteren Theilen noch Körnchen, andere sind von einem unregelmässigen Maschenwerk erfüllt; endlich finden sich auch Zellen mit mehr oder weniger deutlich granulirtem Inhalt. — Alle diese Veränderungen vollziehen sich in gleicher Weise an Becherzellen wie an den Cylinderzellen; letztere haben wie unter dem Einfluss des Drittel-Alcohols ihre polygonale Abplattung verloren (vergl. Fig. 4 a—f). Die Mannigfaltigkeit der Veränderungsbilder ist eine viel zu grosse, als dass sämmtliche hier beschrieben werden könnten; ich habe nur diejenigen herausgegriffen, die mir für das Verständniss des Processes von Wichtigkeit schienen.

Aus der Reihenfolge der Veränderungen ersehen wir, dass die homogenen Zellen in dem Verhältnisse zahlreicher auftreten, in welchem diejenigen mit körnigem Inhalt seltener werden; als Resultat des Processes ergiebt sich also die Umwandlung der Körnchen in eine homogene Masse. Als Ausdruck eines Mittelstadiums können wir ein Netzwerk annehmen, das sich allem Anscheine nach durch das Zerfliessen der Körnchen gebildet hat. Die Veränderungen vollzogen sich an den einzelnen Zellen nicht gleich schnell, so dass zu jedem Zeitpunkte sämmtliche Stadien — nur in verschiedener Zahl — vertreten waren. Da nun der Umwandlungsprocess an Zellen eines und desselben Objectes beobachtet wurde, da ferner die Bedingungen vom Beginne bis zum Ende des Processes die gleichen blieben, muss man wohl annehmen, dass die Zellen sich in verschiedenen Entwicklungszuständen befanden, als das Reagens auf sie einzuwirken begann.

Es mag an der Zeit sein, uns die Frage vorzulegen, als was wir die polygonalen Cylinderzellen aufzufassen haben. Ihr allmählicher Uebergang in Becherzellen wurde sowohl an frischen als an Silberpräparaten constatirt; Maceration in Drittel-Alcohol bedingte bei Becher- wie Cylinderzellen die gleichen Veränderungen; bei Einwirkung von Müller'scher Flüssigkeit unterliegen beide Zellformen demselben Umwandlungsprozess. Von der differenten Gestalt abgesehen, stimmen beide Zellformen in allen ihren Eigenschaften überein. Bedenken wir nun, dass eine Abplattung ein nothwendiges Ergebniss der directen Aneinanderlagerung quellungsfähiger Gebilde ist, dass ferner die Annahme, Becher-

zellen könnten neben einander entstehen, eine gewiss nicht unmögliche ist, so werden wir dahin geführt, die polygonalen Cylinderzellen als den Becherzellen gleichwerthige Gebilde zu betrachten, als Becherzellen, die in Folge des erwähnten Umstandes, die ihnen sonst eigenthümliche Gestalt nicht annehmen konnten. Sie sind also genau genommen keine „Becherzellen", da sie nicht die Form eines „Bechers" haben; inwieweit nun diese für die „Becherzellen" eine wesentliche Eigenschaft ist, soll in einem späteren Capitel untersucht werden, dem ich hier nicht vorgreifen will. Es soll uns zunächst das Studium unserer Objecte an Schnitten beschäftigen.

Für den Zweck der topographischen Orientirung an Schnittpräparaten eignen sich am besten in Müller'scher Flüssigkeit gehärtete Objecte, wegen der nach diesem Conservirungsmittel stets sehr distinct auftretenden Färbung (Doppelfärbung mit Hämatoxylin und Eosin).

Von den secernirenden Zellen abgesehen wird die Oberflächenbedeckung der Zunge von Anguis von einem geschichteten Plattenepithel gebildet. Es nimmt, ohne von ersteren unterbrochen zu werden, ungefähr etwas weniger als das erste Drittel der Zunge ein und gewinnt an den Spitzen, besonders an ihrer ventralen Fläche, eine bedeutende Mächtigkeit. Der allmähliche Uebergang der Schleimschicht in die Hornschicht ist hier sehr hübsch ersichtlich. Letztere ist von beträchtlicher Dicke; sie besteht aus fünf bis sechs Lagen verhornter, als ganz flache Schüppchen erscheinender Zellen, deren Grenzen kaum mehr zu erkennen sind. Sie ist in solcher Gestalt mithin nicht dem Stratum corneum, wie es sich gewöhnlich präsentirt, gleichzustellen, sondern vielmehr als ein wahres Horngebilde aufzufassen. Es erscheint makroskopisch in der Form von zwei die Unterseite der Zungenspitzen bedeckenden Hornplatten, die sich median und seitlich gegen die obere Fläche der Zunge allmählich verlieren. Nach rückwärts setzen sie sich etwas über die Theilungsstelle hinaus fort und grenzen sich hier ziemlich scharf und mit einem ovalen Contour ab (vergl. Fig. 16 b). Die Epithelzellen haben eine polygonale oder cubische Gestalt; in der Region der Zungenspitzen sind sie durchschnittlich etwas flacher und liegen, die unterste Schichte ausgenommen, mit ihrer Längsachse parallel zur Epithelfläche. Der ziemlich grosse Kern ist rund

oder oval und enthält ein oder auch zwei Kernkörperchen. Auf der oberen Fläche nimmt die Schleimhaut, soweit sie die Spitzen bedeckt, auch eine ziemlich feste, hornartige Beschaffenheit an und ist vollkommen glatt. Hinter der Theilungsstelle treten an der oberen Fläche sowie an den Seitenflächen die ersten welligen Erhebungen auf, die bald den Character von Papillen annehmen. Die Höhe derselben nimmt anfangs an den Seitenflächen rascher zu als an der oberen Fläche, und in den dortigen interpapillären Buchten treten auch, ungefähr im Anfange des zweiten Drittels der Zunge, die ersten Becherzellen auf; sehr bald folgen sie auch zwischen den oberen Papillen und zwar zuerst in kleineren Gruppen zu zwei bis drei Zellen; ihre Anzahl nimmt rasch zu, bis sie, ungefähr in der Mitte der Zunge, den grössten Theil des Plattenepithels verdrängt haben, welches sich nun nur mehr auf den äussersten Spitzen der Papillen und theilweise an der Unterfläche des Zungenkörpers frei von Drüsen erhalten hat (Fig. 6). Nicht selten hat sich das Becherepithel in dem Körper der Papillen — besonders im unteren Theile der interpapillären Buchten — in Form von mulden- bis grubenförmigen Vertiefungen eingesenkt, so dass Schnittbilder zuweilen den Glauben erwecken können, man hätte es hier mit quergetroffenen Drüsenschläuchen zu thun. — Das Epithel des dreieckigen, papillenlosen Feldes ist in allen seinen Schichten dicht mit Becherzellen durchsetzt. Zu beiden Seiten desselben werden die Papillen etwas niedriger, gehen auch in die Breite und decken sich besonders an den Seitenrändern der Zunge dachziegelförmig. Hier wie an den in dieser Region stets kleinen Papillen der Seitenfläche der Zunge bilden die Becherzellen nicht durchweg den ausschliesslichen Belag; es wechseln häufig Partien, in welchen sie direct an einander lagern, mit anderen, in welchen sie in ihrer ganzen Länge durch Plattenepithelzellen getrennt sind; doch stehen sie auch dann meist sehr dicht, so dass die zwischen ihnen liegenden zusammengedrückten Epithelzellen oft nur schwer als solche zu erkennen sind (Fig. 7). Das Flimmerepithel nimmt die hinteren und äusseren Ränder beider Lappen, in welche die Zunge endigt, sowie die diesen Rändern nächstgelegene Zone der Zungenoberfläche ein. Unterhalb der die oberste Schichte bildenden Flimmerzellen liegen mehrere Schichten von meist spindelförmigen, grosskernigen Zellen, welche mit ihrer Längsachse senkrecht zur Epitheloberfläche

gerichtet sind. Zwischen die Flimmerzellen sind Becherzellen in grosser Menge eingestreut. In der Schleimhaut des Mundbodens sind, soweit dieselbe die Glandula sublingualis bedeckt, die Becherzellen zu drüsigen Complexen angeordnet, die sehr an die Hautdrüsen der Batrachier erinnern (Fig. 6 bei d).

Innerhalb des mittleren Drittels der Zunge sind die interpapillären Räume fast vollständig von secernirenden Zellen[1] ausgekleidet (Fig. 6); sie bedecken die Papillen bis ungefähr vier Fünftel ihrer Höhe fast ausschliesslich, indem nur hier und da eine oder zwei kleine Epithelzellen zwischen ihre unteren Enden treten. Längs getroffen erscheinen sie in cylindrischer Gestalt, quer getroffen in der eines Polygons, entweder mit durchaus scharfen Ecken und ebenen Kanten oder an der einen oder der anderen Seite etwas abgerundet. Wie an frischen Präparaten, so lässt sich auch an Schnitten in der Nähe der Papillenspitze die allmähliche Auflösung ihrer geschlossenen Anordnung und der damit verbundene Uebergang ihrer cylindrischen in die becherförmige Gestalt verfolgen; sie erscheinen dann im Epithel als echte Becherzellen (Fig. 8). Auf den Kuppen der Papillen kommen sie, wie erwähnt, in der Regel nicht vor; doch kann zuweilen auch hier das Epithel reichlich von ihnen durchsetzt sein. Sie sitzen meist der Cutis direct auf und sind nur selten und nur auf sehr kurze Strecken durch eine bis zwei Lagen Epithelzellen von jenen getrennt. Häufiger ist letzteres in der rückwärtigen Partie der Zunge der Fall, wo das geschichtete Pflasterepithel von ihnen durchsetzt wird. Ein allmähliches Abrücken der Becherzellen von der Cutis geht häufig mit ihrer sich gegen die Papillenspitze vollziehenden Auflösung Hand in Hand (Fig. 8).

Sämmtliche secernirenden Zellen der Zunge werden durch Delafield'sches Hämatoxylin intensiv blau gefärbt; vor ihren Mündungen liegt oft eine ebenso gefärbte Masse, die zuweilen mit dem Zellinneren noch in Verbindung steht. Es ist wohl kein Zweifel möglich, dass jene Masse der ausgetretene Zellinhalt ist; es lässt sich somit, selbstverständlich unter Anwendung der gebotenen Vorsicht, aus der Intensität der Färbung auf den

1) Ich will, soweit es die Darstellung erlaubt, den Ausdruck Becherzellen für die polygonal-cylindrischen secernirenden Zellen vorläufig noch vermeiden und denselben unter Anführungszeichen setzen, wenn es sich um die gewöhnlichen Formen der Becherzellen handelt.

Füllungszustand der Zelle schliessen. — An den Papillen der Unter- resp. lateralen Fläche der Zunge ist die Lagerung der secernirenden Zellen eine ganz ähnliche; doch ist hier die Zahl der isolirten im geschichteten Plattenepithel liegenden „Becherzellen" eine viel grössere, als an den Papillenspitzen der oberen Zungenfläche.

Hinsichtlich der Gestalt der Zellen sind so ziemlich alle Abstufungen zwischen dem Cylinder und der Kugelform vertreten. Die meisten Zellen endigen in einen, in der Regel kurzen, Fortsatz mittelst welchem sie der Cutis direct aufsitzen. Dass bei geschlossener Anordnung dieselben ihre Fortsätze winkelig abgeknickt und dachziegelförmig über einander geschoben werden können, wurde bereits erwähnt (Fig. 8 bei b). Im geschichteten Plattenepithel besitzen manche der in den oberen Lagen befindlichen Zellen einen langen, dolchartigen, oft fadendünnen Fortsatz, durch welchen sie sich mit der Cutis in Verbindung setzen (vgl. Fig. 9 b). Einer ziemlichen Anzahl kommt eine sich mehr oder weniger verjüngende abgerundete Basis zu, mit oder ohne sachte mittlere Auskerbung zur Aufnahme des Kernes (Fig. 8 bei a); oder sie können mit einer flachen Basis endigen, so dass die Seitenwände der Theca mit jenen fast einen rechten Winkel bilden (vgl. Fig. 18 bei a); in diesem Falle sitzen sie der Cutis stets direct auf. Der Kern lässt meist keine Structur mehr erkennen und characterisirt sich durch seine intensive blaurothe Färbung. Der Kern nimmt, wenn kein unverändertes Protoplasma in der secernirenden Zelle wahrnehmbar ist, den tiefsten Theil in der Theca ein und passt sich dann in seiner Gestalt der Form des unteren Zellendes an. Ist dasselbe abgerundet, so ist er halbmondförmig, mit seiner concaven Seite nach oben gekehrt, mit seiner convexen an die untere Thecawand angepresst (Fig. 8 bei a, Fig. 11 g, i, l); besitzt die Zelle einen Fortsatz, so liegt er entweder ganz oder zum grössten Theil in demselben; er ist dann dolchartig oder linsenförmig und erscheint mit dem Fortsatze als eine Masse (Fig. 8 bei b); bei flacher Zellbasis ist er stabförmig und hat seine Längsachse quer zu jener gerichtet (vgl. Fig. 18 bei a). Besitzt die Zelle einen räumlich deutlich abgegrenzten protoplasmatischen Abschnitt, so liegt der Kern, mehr weniger von der Basis abgerückt, innerhalb desselben, er ist dann rund, bedeutend grösser, lässt eine deutliche Kernmembran

und 1—2 Kernkörperchen erkennen und färbt sich so wie die Kerne der Epithelzellen (Fig. 9a; vgl. ferner Fig. 15, 16a). — Paneth (51), der ähnliche morphologische Unterschiede anführt, misst ihnen nur wenig Bedeutung bei; ich auch; jedenfalls insofern, als ich ihnen keinen systematischen Werth zuerkennen kann.

Nach Härtung in Müller'scher Flüssigkeit erscheint, wie es ja vorauszusehen ist, auch an Schnitten der Inhalt der meisten secernirenden Zellen homogen (Fig. 8, 9a), nur sehr wenige lassen ein Netzwerk oder eine ausgesprochene Granulirung erkennen. Nicht selten jedoch haben sich die Körnchen im unteren Theile der Zelle erhalten und gehen allmählich in die, den viel grösseren oberen Abschnitt einnehmende, homogene Masse über (vgl. Fig. 16 a). Der schleimige Inhalt wird, wie bemerkt, durch die blaue Farbe gekennzeichnet. Die Anwesenheit von unverändertem Protoplasma wird durch die Eosinfärbung erwiesen; in den weitaus meisten Fällen kann man nur einen röthlichen Schimmer in der Umgebung des Kernes wahrnehmen; dieser Schimmer zieht sich oft an der inneren Thecawand empor und nimmt an Schnitten so die Gestalt eines Halbmondes an. Sein Ausdehnungsgebiet variirt innerhalb gewisser Grenzen, die Intensität seiner Färbung nimmt gegen den schleimhaltigen Theil der Zelle hin ab, so dass die beiden Farben in einander übergehen. Schon bei dem Vorhandensein einer so minimalen Quantität von Protoplasma scheint der Kern nicht so dicht an die Basis der Zelle angepresst zu sein und lässt Spuren einer Abrundung erkennen. Selten nimmt das Protoplasma einen räumlich grösseren Abschnitt der Zelle ein und grenzt sich dann ziemlich deutlich von dem schleimhaltigen Theile ab. Das Protoplasma reicht auch dann an der oberen Wand etwas höher hinauf und zeigt in Folge dessen eine nach oben concave Begrenzung (Fig. 9 a). Wir treffen somit hier ähnliche Verhältnisse, wie sie schon von F. E. Schulze, dem Begründer der modernen Becherzellenlehre, beschrieben wurden. — Mit der Zunahme des Protoplasmas gehen die Veränderungen am Kerne Hand in Hand, bis er endlich die oben beschriebenen Eigenschaften angenommen hat. Wir werden darauf noch zurückkommen.

Ich möchte noch auf eine nach Härtung in Müller'scher Flüssigkeit an gefärbten Schnitten oft auftretende Eigenthüm-

lichkeit aufmerksam machen. Die in der Tiefe der interpapillären Räume liegenden Becherzellen färben sich in der Regel viel stärker, als die an den oberen Theilen der Papillen, von denen die der Spitze nächstliegenden manchmal kaum einen bläulichen Schimmer zeigen. Dabei sind die unteren Theile der Buchten mit einer homogenen blau gefärbten Masse angefüllt. Diese Erscheinung ist offenbar auf eine in den unteren Abschnitten der interpapillären Räume eingetretene Stauung der ausgestossenen Inhaltsmasse der secernirenden Zellen zurückzuführen. Die entleerten und sich ansammelnden Secretmassen dürften das weitere Hervorquellen des in den Zellen etwa noch befindlichen schleimigen Inhaltes erschweren, eventuell auch die Einwirkung des Reagens auf die Zellen abschwächen. Dafür, dass eine Stauung des Secretes die Ursache einer intensiveren Färbung der betreffenden Zellen ist, spricht auch der Umstand, dass dort, wo durch ein weiteres Auseinanderstehen der benachbarten Papillen ein leichteres Abfliessen ermöglicht wird, die Zellen blasser gefärbt sind. Oft zieht der ausgestossene Inhalt in der Form eines breiten, blauen Bandes über die Mündungen der Zellen hin. — So unwichtig auch an und für sich dieser Tinctionsunterschied sein mag — da er ja in letzter Instanz doch nur auf eine verändernde Wirkung des Reagens zurückzuführen ist — habe ich dennoch eine Erklärung desselben zu geben versucht in Hinblick darauf, dass das Verhältniss zwischen Oertlichkeit und Färbung der secernirenden Zellen nach Härtung in Picrinsäure ein direct entgegengesetztes ist und dieser Gegensatz möglicher Weise zu Missverständnissen führen könnte.

Die vorstehenden Beobachtungen beziehen sich lediglich auf die Verhältnisse bei Thieren, welche längere Zeit weder feste noch flüssige Nahrung zu sich genommen. Dass die secernirenden Zellen der Zunge hauptsächlich während der Nahrungsaufnahme in Thätigkeit treten werden, ist wohl a priori anzunehmen. Ich untersuchte daher die Zunge einer Blindschleiche, die kurz vor ihrem Tode gefüttert worden war, in der Hoffnung, bei dieser Gelegenheit etwas über die Veränderungen zu erfahren, die eine gesteigerte Secretion zur Folge haben dürfte. Doch hat es mit der Fütterungsmethode seine Schwierigkeiten. Vor allem nehmen die Thiere in der Gefangenschaft nicht selten Wochen lang keine Nahrung zu sich, oder es kann die genossene

Nahrung wieder so gering sein, dass der durch sie gesetzte Reiz keine wesentlichen Veränderungen in den Zellen verursacht. Schliesslich scheint selbst bei reichlicherer Nahrungsaufnahme die Reizintensität nicht auszureichen, um die Zellen in dem Grade zu erschöpfen, dass die durch ihre Thätigkeit herbeigeführten Veränderungen für das Studium des Secretionsprocesses hinreichend wären; zum mindesten treten sie nicht genügend zu Tage. Immerhin will ich dieselben der Vollständigkeit halber hier anführen.

Die Drüsenzellen der Zunge eines gefütterten Thieres liessen frisch untersucht keine besonderen Eigenthümlichkeiten erkennen. Im Grossen und Ganzen war die Granulirung etwas weniger deutlich. Ferner erschien eine grössere Anzahl Zellen, als im Ruhestande, homogen; auch konnte man häufiger vor ihren Mündungen einen homogenen Schleimpfropf erblicken. — Obwohl, wie wir gesehen haben, die Müller'sche Flüssigkeit die Becherzellen sehr stark verändert, verwendete ich dieselbe auch hier zur Härtung, um einen Vergleich mit den gleichfalls in Müller-scher Flüssigkeit gehärteten, ungereizten Zellen zu ermöglichen. An gefärbten Schnitten durch die Zunge eines gefütterten Thieres characterisiren sich die secernirenden Zellen durch ihre meist sehr blasse Färbung, die auch hier — wenn auch weniger oft — in den tieferen Partien der interpapillären Räume an Intensität zunimmt. Letztere sind vollständig mit einer blass blauen, homogenen Masse ausgefüllt (Fig. 10). Die secernirenden Zellen an den seitlichen Papillen resp. Schleimhautfalten waren durchschnittlich stärker gefärbt; man muss wohl annehmen, dass sie weniger intensiv secernirt haben, was sich wohl durch ihre seitliche Lage erklären lässt, in welcher sie dem chemischen wie mechanischen Einfluss der Nahrung weniger ausgesetzt sein dürften, als die Zellen auf der oberen Fläche der Zunge. Bei den „Becherzellen“, mit denen, wie erwähnt, die seitlichen Schleimhautfalten reichlich durchsetzt sind, mag noch der Umstand hinzukommen, dass sie in Folge ihres kleineren Stomas in der Zeiteinheit durchschnittlich nicht so viel secerniren können, als die cylindrischen Formen der secernirenden Zellen. Besonders unter jenen findet man viele mit halbkugeligen Secretpfröpfen; oft haben sie sich abgeschnürt und liegen als kugelige Gebilde frei vor den Zellen. In der Nähe der Papillenspitzen scheinen

die Zellen nach ihrer auffallend blassen Färbung resp. Farblosigkeit zu urtheilen, ihren schleimigen Inhalt zum grössten Theil oder ganz entleert zu haben, was ja bei ihrer wenig geschützten Lage leicht erklärlich ist. Bei vielen von ihnen hat der protoplasmatische Abschnitt an Grösse zugenommen, bei manchen sogar um beträchtliches. Selbst solche finden sich vor, die ganz zu protoplasmatischen Zellen geworden waren. Der Kern besitzt dann stets die erwähnten, für solche Fälle characteristischen Eigenschaften.

Aus dem Vergleich der Befunde an Zungen von hungernden und gefütterten Thieren geht hervor, dass die secernirenden Zellen der Zunge während der Nahrungsaufnahme ihren schleimigen Inhalt zum grossen Theil oder ganz entleeren; ferner lässt es sich als sehr wahrscheinlich annehmen, dass sie einer protoplasmatischen Regeneration fähig sind, und dass dieselbe nach gesteigerter Secretion häufiger eintritt.

Merk (50), der die Wirkung der Reagentien auf die Becherzellen der Forellen-Embryonen studirte, kam zu der Schlussfolgerung, dass kein Härtungsmittel bekannt sei, welches die Becherzellen in ihren natürlichen und unveränderten Formverhältnissen conserviren würde. Josef Paneth, der Wissenschaft zu früh durch den Tod entrissen, giebt an (51), dass der Inhalt der Becherzellen des Darmes nur durch Picrinsäure erhalten wird. Was die Becherzellen meines Objectes anlangt, kann ich die Angabe Paneth's bestätigen, allerdings mit einigen Restrictionen, die sich aus den mitzutheilenden Beobachtungen ergeben werden.

Ein Schnitt durch eine in Picrinsäure gehärtete Zunge zeigt uns sehr deutlich die granuläre Beschaffenheit des Becherzelleninhaltes: er besteht wie im frischen Zustande aus scharf contourirten Körnchen und einer homogenen Zwischensubstanz (Fig. 11a). Nach Doppelfärbung mit Hämatoxylin und Eosin färben sich die Körnchen intensiv, die Zwischensubstanz blass-blau; der Kern nimmt eine blau-rothe oder hell-rothe Farbe an. Von solchen Zellen werden stets die Papillen der oberen Zungenfläche bekleidet. Nicht so die Papillen der Zungenunterfläche. Hier (Fig. 6 bei a) fallen „Becherzellen“ auf, deren Thecainhalt aus einem, wie die Körnchen, tief gefärbten Netzwerk besteht und aus einer die Maschen der letzteren ausfüllenden homogenen, blasser gefärbten Zwischensubstanz (Fig. 12). Der Unterschied

zwischen derartigen und den cylindrischen, deutlich granulirten Zellen der Zungenoberfläche ist sowohl bezüglich der Gestalt als auch des Inhaltes ein so augenfälliger, dass der Gedanke, zwei specifische Zellarten annehmen zu müssen, sehr nahe liegt. Die genauere Untersuchung führt zu einem anderen Resultat.

Vor allem kann man sich leicht von dem Vorhandensein von „Becherzellen“ überzeugen, deren Inhalt sowie derjenige der meisten cylindrischen Zellformen aus Körnchen besteht (Fig. 11 a, 13). Ferner trifft man in den interpapillären Räumen der Zungenunterfläche häufig genug Complexe der cylindrischen Zellformen, die ein ähnliches Netzwerk wie die meisten „Becherzellen“ dieser Region besitzen (Fig. 12 bei a); die dem Zungenkörper nächstliegende — von ihm nach einer Seite hin begrenzte — Bucht (Fig. 6 bei e) ist fast nur mit solchen Zellen ausgekleidet. Auch auf den der Zungenoberfläche näher gelegenen Papillen kann man sie beobachten; hier kommen sie neben cylindrische Zellen mit granulärem Inhalt zu liegen, so dass Zellen mit körnigem Inhalt und solche mit Netzwerk oft in bunter Reihe neben einander lagern (Fig. 13 a, b); es kommen also beide Inhaltsarten den „Becherzellen“ wie den secernirenden Cylinderzellen zu.

Schon nach Durchsicht einer geringen Anzahl von Schnitten überzeugt man sich von der Unmöglichkeit, jene beiden Inhaltsstructuren scharf von einander abzugrenzen. Man sieht Zellen, deren Körnchen keinen scharfen Contour erkennen lassen (Fig. 11 b, c). Die Körnchen können sich etwas in die Länge strecken oder sonst eine unregelmässige, oft eigenthümlich geschweifte Gestalt annehmen, so dass man das Bild ebenso als den Ausdruck einer undeutlichen Granulation wie als den optischen Durchschnitt der Fäden eines Netzes deuten könnte; ferner präsentiren sich Zellen mit einem undeutlichen Netzwerk, dessen Knotenpunkte sich mehr oder weniger deutlich als in ihrer Gestalt veränderte Körnchen erweisen. — Vergleichen wir nun die ausgebildeten (e, g, h, i, k) Netze der einzelnen Zellen mit einander, so fällt uns zunächst die Inconstanz in der Zahl, Grösse und Anordnung der Netzbalken auf. Die Balken können eine grosse Zahl kleiner Maschen bilden, sie sind dabei kurz und dünn und schwellen nur in der Nähe der Knochenpunkte etwas an oder die Maschen sind geringer an Zahl, mehr in die Länge gestreckt, die Balken dabei länger und dicker. In ein und der-

selben Zelle kann ein Abschnitt der Theca von einem dichteren, ein anderer von einem weitmaschigen Netzwerk eingenommen werden (i). Manchmal sieht man in einer fast homogenen tief gefärbten Grundmasse nur mehr Spuren eines Balkenwerkes (k). Die Farbe der die Maschenräume erfüllenden Substanz kann verschiedene Grade der Intensität annehmen.

An Längsschnitten von „Becherzellen", welche ein Netzwerk besitzen, sieht man sehr häufig eine tief blau gefärbte Masse pfropfartig aus der Mündung der Zelle herausragen (i, k, l). Stets convergiren dann die im oberen Abschnitte der Theca liegenden Netzbalken gegen das Stoma hin, so dass es den Anschein hat, als confluirten sie zu dem vor dem Stoma liegenden Pfropf; oder es ist der dem Stoma zunächst liegende Theil der Theca mit einer blauen Masse erfüllt, in welcher man Spuren eines Balkenwerkes unterscheiden kann. — Vor der Mündung der cylindrischen Zellen, welche ein Netzwerk zeigen, liegt sehr häufig eine netzartig verflochtene Masse, deren Fäden man häufig in das Innere der Zellen verfolgen kann (Fig. 12). Kleiden die Zellen eine Bucht aus, so kann dieselbe vollständig mit jener netzartigen Masse erfüllt sein.

Das Netzwerk als Reste unveränderten Protoplasmas aufzufassen geht nicht an. Dagegen spricht vor allem die blaue Farbe sowie das Confluiren der Stränge zu einem Secretpfropf; ferner die so verschiedene Anordnung der Stränge und Maschen, besonders die verschiedene Stärke jener; denn es ist a priori ja sehr unwahrscheinlich, dass bei ein und derselben Zellart ein protoplasmatisches Netzwerk[1]) derart variiren sollte. Es müssten ferner Zellen, welche ihren Inhalt entleert haben, das Vorhandensein von Protoplasmasträngen erkennen lassen. Solche Zellen enthalten in der Regel nur wenige, äusserst dünne blaue Fäden (Fig. 11 l), welche zum Stoma hinziehen und sich hier in einen homogenen Pfropf, wenn ein solcher vorhanden, verlieren. Man kann auch nicht annehmen, dass bei der Entleerung des Secretes oder in Folge einer Quellung (die ich übrigens nach Pi-

1) Eine durch die Einwirkung des Reagens bedingte Quellung des Zellinhaltes könnte wohl ein Zerreissen, aber keine andere Anordnung des Netzwerkes herbeiführen. Es kann also auch von keinem mit Secretmasse umhüllten protoplasmatischem Balkenwerk die Rede sein.

erinsäure niemals bemerken konnte) stets sämmtliche Protoplasmafäden mit Stumpf und Stiel abgerissen und ausgestossen werden, ohne dass die geringste Andeutung von ihnen zurückbliebe. Auch der Einwand, dass man in solchen entleerten Zellen ein Protoplasmawerk, weil möglicher Weise nicht gefärbt, nicht sehen könne, wäre nicht stichhaltig; ich würde nicht einsehen, warum sich innerhalb der Theca das Protoplasma nicht ebenso färben sollte wie in der Umgebung des Kernes oder wie dasjenige der Epithelzellen. — Es lässt sich vielmehr bemerken, dass die deutlich granuläre Beschaffenheit und das ausgebildete Netzwerk durch eine Reihe Uebergangsstufen verbunden sind. Durch meine Beobachtungen, positiver wie negativer Natur, werde ich veranlasst anzunehmen, dass das Netzwerk durch das Zerfliessen der Körnchen entstanden ist und dass innerhalb der Theca kein unverändertes Protoplasma existirt.

Körnchen, Netzwerk, sowie sämmtliche Uebergangsstufen kommen den „Becherzellen" wie den secernirenden Cylinderzellen zu; es besteht also auch an Schnitten bezüglich ihres Inhalts kein Unterschied zwischen den beiden Zellformen.

Auf die Bedeutung des Netzwerkes kommen wir später zu sprechen.

Es sollen nun die Beobachtungen über die Zungendrüsen von Pseudopus Pallasii mitgetheilt werden. Die secernirenden Elemente sind hier dieselben wie bei Anguis, doch treten manche Verhältnisse bei Pseudopus viel schärfer hervor, so dass ich von ihrer Beschreibung bei Anguis gänzlich absah.

2. Die Zungendrüsen von Pseudopus Pallasii.

Die Zunge von Pseudopus P. stimmt in der äusseren Form, in der Gestalt und Anordnung der Papillen, sowie in der Vertheilung der secernirenden Elemente mit derjenigen von Anguis f. im Grossen und Ganzen überein. Die langen schlanken Papillen stehen innerhalb des mittleren Drittels der Zunge durchschnittlich ebenso dicht wie bei Anguis und zeigen — wie dort — an ihrem unteren Theile viele Einbuchtungen, die stets mit secernirenden Zellen ausgefüllt sind (Fig. 14). Zu beiden Seiten des dreieckigen, papillenlosen Feldes sind sie ziemlich niedrig, unregelmässig von Gestalt und mit zahlreichen kleinen, mit Drüsen-

zellen ausgekleideten Buchten versehen. Auch die hinteren Seitenflächen der Zunge sind mit niedrigen Papillen ausgestattet. An den Seitenflächen des Mittelstücks haben sie dieselbe Lage und Gestalt wie auf der oberen Fläche der Zunge.

Die mikroskopische Untersuchung der secernirenden Zellen im frischen Zustande ergab keine bemerkenswerthen Verschiedenheiten von jenen bei Anguis; ich kann daher auf die dort gegebene Beschreibung verweisen. Im Ganzen sind die Zellen bei Pseudopus grösser und die Granulirung des Zellinhaltes eine noch distinctere. Ihre Vertheilung ist, wie gesagt, derjenigen bei Anguis vollkommen analog, doch ist bei Pseudopus das Plattenepithel auf noch geringere Mengen reducirt, indem die secernirenden Zellen (in der mittleren Partie der Zunge) die interpapillären Räume bis zur Spitze der Papillen ausfüllen und an dieser das Epithel viel häufiger als bei Anguis durchsetzen. Die Gestalt der Becherzellen, die Form ihrer Enden und Kerne zeigen dieselben Verschiedenheiten — die allmähliche Auflösung ihrer geschlossenen Anordnung und die damit verbundene Gestaltsveränderung lässt sich an frischen Objecten wie an Schnitten ebenso beobachten wie bei Anguis. Nach Härtung in Müller'scher Flüssigkeit haben sich die Körnchen in einer relativ grösseren Anzahl von Zellen erhalten, mindestens soweit, dass man die Zusammensetzung ihres Inhaltes aus Körnchen und Zwischensubstanz erkennen kann. Im Ganzen scheint die Umwandlung desselben nicht soweit fortgeschritten und eine geringere Menge der Secretmasse aus den Zellen ausgetreten zu sein; an Schnitten sind die interpapillären Räume nicht in dem Maasse mit hervorgequollenem Secrete gefüllt wie bei Anguis. Es dürfte wohl selten eine Retention eingetreten sein. Jedenfalls differiren die secernirenden Zellen in den oberen und unteren Abschnitten der interpapillären Räume nicht bedeutend in der Intensität ihrer Färbung. Der bei fast allen deutlich wahrnehmbare protoplasmatische Abschnitt nimmt in den meisten Fällen einen räumlich messbaren, oft ziemlich grossen Theil der Zelle ein (Fig. 15). Gegen den oberen, schleimhaltigen Theil der Zelle grenzt er sich nicht scharf ab; wo noch Körnchen sichtbar sind, verlieren sich diese im Protoplasma, oft lässt sich ihre allmähliche Abnahme an Zahl und Deutlichkeit der Conturen sehr schön verfolgen. Die Gestalt und Stellung des Kernes, das Her-

vortreten seiner Elemente entspricht der Grösse des protoplasmatischen Abschnittes, wie dies bereits erwähnt wurde. Ziemlich regelmässig finden sich vollkommen protoplasmatische Zellen an den Spitzen der Papillen. Zuweilen lässt sich hier der Uebergang zum protoplasmatischen Zustand an einer Reihe von Zellen verfolgen (Fig. 16a).

Unter den Härtungsmitteln ist auch hier die concentrirte wässerige Picrinsäure, wie es scheint, das einzige, welches behufs Studium der histologischen Structur in Anwendung gebracht werden kann. Die Becherzellen gruppiren sich bezüglich der wahrnehmbaren Verschiedenheiten ihres Inhaltes wie bei Anguis: an der Unterfläche der Zunge sowie in den benachbarten, seitlichen interpapillären Räumen herrscht eine netzartige Masse, an den Papillen der oberen Fläche die Granulirung vor. Die einzelnen Phasen der Netzbildung aus den Körnchen sind hier nicht so schön ersichtlich, wie bei Anguis. Desto mehr interessiren uns die Zellen mit granulärem Inhalt.

An Querschnitten durch das mittlere Drittel der Zunge kann man schon bei oberflächlicher Beobachtung der Papillen des Zungenrückens ein ziemlich constantes Verhältniss zwischen der Oertlichkeit und der Structur des Inhaltes der secernirenden Zellen erkennen. Von der Spitze bis ungefähr zur Mitte der Papillen sind jene mit scharf contourirten Körnchen erfüllt; je tiefer sie von hier aus zu liegen kommen, desto mehr weicht die Granulirung einem unregelmässigen feinen Fadenwerk (Fig. 17, 18). Worauf diese Erscheinung zurückzuführen ist, soll später erörtert und zunächst die Zellen selbst näher betrachtet werden, und zwar zuerst an Längsschnitten von ihnen.

Bei einer grossen Mehrzahl von Zellen mit granulärem Inhalt sind die Körnchen ziemlich fein und gleichmässig vertheilt (Fig. 19a), bei vielen anderen liegen in ihrem äussersten, den interpapillären Räumen zugekehrten Endstück unter feineren einige gröbere und zugleich stärker gefärbte Körnchen (b, c); in anderen Fällen fehlen hier die feineren, so dass die Zelle an ihrem freien Ende von ein oder zwei Reihen gröberer, stärker gefärbten Granula begrenzt wird (d, e); häufig sieht man an dieser Stelle statt der Körnchen einen ziemlich breiten, tief blauen, saumartigen Streif (e); er erscheint meist homogen, lässt jedoch manchmal eine granuläre Zusammensetzung erkennen. Meist liegen

dann unter diesem dunkeln Streif gröbere, tief gefärbte Körnchen, die allmählich an Zahl abnehmend, sich mehr oder weniger weit gegen das untere Zellende hin verfolgen lassen und meist eine mediale Lage beibehalten; die peripherische, d. h. die der inneren Thecawand zugekehrte Partie der Zelle ist noch mit feinen Körnchen erfüllt. Bei anderen Zellen erhebt sich über ihr freies Ende ein halbkugeliger, tief gefärbter Pfropf (f), er ist meist homogen, hat jedoch hier und da ein granulirtes Aussehen, er kann sich in die Länge strecken und so eine stabförmige Gestalt annehmen (g). Derartige Pfröpfe von benachbarten Zellen fliessen miteinander zusammen oder senden Fäden aus, die sich netzartig mit einander verflechten (g).

Ungefähr von der Mitte der interpapillären Buchten an beginnen in den Zellen die Contouren der Körnchen weniger deutlich zu werden. Statt der Pfröpfe ragen aus den Mündungen dünnere oder dickere Fäden heraus, die mit einander netzartig verflochten sind. Auch im Innern der Zellen zeigen sich einzelne Fäden zwischen undeutlich contourirten Körnchen (Fig. 18 bei b). Je näher die Zellen dem Grunde der Bucht zu liegen kommen, desto mehr nimmt die Ausbildung des Fadenwerkes zu und die Deutlichkeit und Zahl der Körnchen ab; viele der tiefst gelegenen Zellen enthalten nur wenige oder gar keine Körnchen, die meisten ein Netzwerk (Fig. 18 bei c, 19 i, k), bei dessen Anblick man besonders nach der Beobachtung der Uebergangsstadien sich des Eindruckes nicht erwehren kann, dass es seine Entstehung einer eigenthümlichen Veränderung, wahrscheinlich einem Zerfliessen der Körnchen verdankt (Fig. 18 a, b). Neben solchen Zellen trifft man andere mit deutlich granulärem Inhalt in sehr geringer Zahl an. Fadenwerk, Körnchen, sowie die Pfröpfe färben sich deutlich mit Hämatoxylin; die Fäden ausserhalb der Zellen färben sich meist schwächer.

Ergänzende Befunde liefern die Beobachtungen an Querschnitten der Zellen.

Sehr wenige Querschnitte zeigen eine feine und gleichmässige Granulirung (Fig. 20 a). Zwischen den feinen Körnchen sind wie an Längsschnitten, und zwar weit häufiger als bei diesen, gröbere, stärker gefärbte eingestreut, sie nehmen stets eine centrale Lage ein; es können ihrer eine grössere Anzahl vorhanden sein, so dass sie auch einen grösseren Theil des Quer-

schnittes oder diesen auch ganz ausfüllen. Der letztere Fall lässt sich jedoch selten beobachten. Viel häufiger unterscheidet man eine dunklere centrale und eine lichtere periphere Zone; in der centralen Zone stehen die Körnchen dichter, sind stärker gefärbt und meist gröber als in der peripheren (b—d). Bei tiefer Einstellung verkleinert sich die centrale Zone, während die periphere an Grösse zunimmt; beim Heben des Tubus kann man die Erscheinung im entgegengesetzten Sinne beobachten und zuweilen die periphere Zone sich bis auf einen schmalen Rand reduciren (e) oder ganz verschwinden sehen; dann ist die ganze Fläche des Zellquerschnittes mit dunkel gefärbten Körnchen erfüllt, die jedoch vom Centrum gegen die Peripherie des Zellquerschnittes an Grösse abnehmen können. Auch erscheinen in der dunkeln Zone bei Einstellung auf eine höhere Ebene gröbere Körnchen als in einer tieferen Ebene. Im Centrum können einige Granula die benachbarten bedeutend an Grösse überwiegen und haben dabei eine unregelmässige Gestalt: statt deutlich contourirter Körnchen sehen wir dann grobkörnige Klümpchen; man kann sie nur selten beobachten (vgl. Fig. 21). Man erhält hier und da den Eindruck, als ob ein solches Klümpchen durch das Verschmelzen zweier oder mehrerer Granula entstanden wäre. In anderen Fällen lassen sich in der fast homogenen centralen Zone nur Spuren einer Granulirung nachweisen, oder es liegen einige tief gefärbte grobe Körnchen in einer anscheinend homogenen, dunkel gefärbten Masse; schliesslich kann der ganze Querschnitt mit einer durchaus homogenen Substanz ausgefüllt sein (Fig. 20 f). Innerhalb der centralen Zone scheint sich auch die Zwischensubstanz dunkler zu färben als in der peripheren; ob dies immer der Fall ist, lässt sich nicht mit Sicherheit behaupten, da die Zwischensubstanz in Folge der bedeutenderen Grösse und der oft sehr dichten Lagerung der Körnchen in der centralen Zone sehr spärlich vorhanden ist und somit ihre dunkle Färbung vielleicht durch diejenige der Körnchen vorgetäuscht sein kann.

Es ist nun an der Zeit etwas nachzutragen, was der Ordnung nach eigentlich hätte schon früher gesagt werden sollen. Die vorstehend mitgetheilten Beobachtungen gelten im Grossen und Ganzen auch für Anguis; ich habe betreffenden Orts den Gegenstand absichtlich nicht behandelt, da die Details nicht in

der Anzahl und nicht so schön wahrnehmbar sind, wie bei Pseudopus. Auch scheinen einige der Befunde bei Anguis überhaupt nicht vertreten zu sein, wie sich auch allerdings dort Einiges beobachten lässt, wofür ich bei Pseudopus nichts Entsprechendes finden konnte.

Vor allem vermisste ich bei Anguis den blauen, homogenen Streif am freien Ende der Zellen, ebenso die halbkugeligen und stabförmigen Pfröpfe. An Querschnitten ist die centrale dunklere und periphere lichtere Zone nicht so schön zu sehen; auch ist das allmähliche sich Vermehren der central gelegenen, gröberen, tiefer gefärbten Körnchen an den einzelnen Querschnitten nicht so schön zu verfolgen. Andererseits sind an letzteren, sowie an den freien Enden der Längsschnitte die gröberen Granula viel häufiger anzutreffen, die klumpigen, grobkörnigen Massen finden sich öfter — selbst auch an Längsschnitten vor (Fig. 21 a, b), ebenso in viel zahlreicheren Fällen stärker gefärbte gröbere Körnchen in den unteren Partien der Zellen. — Während bei Pseudopus nur die Pfröpfe und der schmale Streif nächst dem Lumen eine homogene Beschaffenheit besitzen, kann sich letztere bei Anguis auf einen viel grösseren Theil des Zellinhaltes erstrecken, so dass das obere Drittel, die Hälfte oder zuweilen die ganze Zelle mit einer gleichartigen, tief blau gefärbten Masse gefüllt erscheint. Der homogene Theil ist dann vom unteren noch granulirten niemals scharf abgegrenzt. Die nächst der Uebergangsstelle meist gröberen Körnchen werden gegen den homogenen Abschnitt hin allmählich undeutlicher, um schliesslich in ihm zu verschwinden. Ist der homogene Abschnitt von geringer Ausdehnung, so lassen sich Spuren seiner ursprünglich granulären Zusammensetzung wahrnehmen. — Die Zellen in den unteren Partien der interpapillären Räume bei Anguis unterscheiden sich von diesen bei Pseudopus dadurch, dass in ihnen die Körnchen viel seltener erhalten sind. Ihr Inhalt besteht aus einem sehr dichten, unregelmässigen Fadenwerk, welches auch die betreffenden Abschnitte der interpapillären Buchten erfüllt; die freien Enden der Zellen, aus denen man das Fadenwerk oft herausragen sieht, sind oft nicht scharf abgegrenzt und sehen nicht selten wie zerrissen aus.

Es bestehen somit zwischen den secernirenden Zellen der Zunge von Anguis und Pseudopus manche Verschiedenheiten;

deren Erklärung soll anlässlich der Deutung der gemachten Beobachtungen versucht werden.

3. Discussion der Befunde.

Vor allem ist es nothwendig festzustellen, in wie weit wir dieselben als maassgebend für die natürlichen Verhältnisse betrachten dürfen. Die verschiedene Grösse der Körnchen, die grobkörnigen Massen und die homogene Beschaffenheit des Zellinhaltes lassen sich am lebenden Gewebe mit voller Deutlichkeit feststellen (vgl. pag. 181 u. 182). Die analogen Befunde an Schnitten kann man daher als beweiskräftig ansehen; andere lassen sich auf die intra vitam gemachten, angeführten Beobachtungen zurückführen. — Von einem Netzwerk war an lebenden Zellen niemals etwas zu sehen; wo uns ein solches an gehärteten Objecten erscheint, ist zum mindesten die Möglichkeit eines Kunstproductes nicht auszuschliessen.

Aus den angeführten Thatsachen ergiebt sich zunächst, dass der granuläre Inhalt in den secernirenden Zellen mannigfache Verschiedenheiten aufweist; dass ferner diese Verschiedenheiten von einander nicht scharf abzugrenzen sind, sondern vielmehr eine continuirliche Reihe von Veränderungen darstellen. Es scheint in vorliegendem Falle die Deutung, dass hier eine Reihe von Entwickelungs- oder Functionszuständen vorliege, wohl als die wahrscheinlichste.

Bei einer Anzahl der secernirenden Zellen mit granulärem Inhalt besteht derselbe aus feinen, gleichmässig gelagerten Körnchen und einer zwischen diesen liegenden homogenen Zwischensubstanz. Wir sehen am freien Ende der Zelle gröbere, stärker gefärbte Körnchen auftreten, dieselben mehren sich an Zahl und füllen einen schmalen Streifen nächst dem Lumen aus und können sich mehr oder weniger tief in das Innere der Zelle erstrecken. Während sie sich hier noch distinct hervorheben, werden dort ihre Contouren immer undeutlicher, bis der von ihnen gebildete Streif homogen erscheint, oder es erhebt sich über dem freien Ende der Zelle ein homogener, tief blau gefärbter Pfropf, der hier und da noch Spuren einer granulären Beschaffenheit zeigt. An Querschnitten sehen wir ebenfalls die gröberen Körnchen in geringerer und grösserer Anzahl und zwar meist innerhalb einer centralen Zone, welche sich in Folge der intensiveren Farbe der

Körnchen von einer helleren peripheren, fein granulirten Zone abhebt; diese kann durch die Ausbreitung der stärker gefärbten Körnchen bis an den Rand der Zelle verdrängt werden, oder es ist der ganze Querschnitt mit groben Körnchen, grobkörnigen Massen oder endlich mit einer homogenen Substanz erfüllt.

Diese Reihenfolge von Veränderungen lehren uns zunächst, dass die Körnchen nicht das fertige Secret darstellen. Niemals sind Körnchen aus der Zelle ausgetreten, sondern stets eine sich mit Hämatoxylin stark blau färbende Masse, die zuweilen ihre granuläre Abkunft erkennen lässt. Es ist dies eigentlich nur die Bestätigung der betreffenden Beobachtung am lebenden Objecte, nämlich des Austretens eines homogenen oder schwach granulirten Pfropfes[1]). Wir entnehmen ferner, dass die Zellen sich in verschiedenen Stadien der Secretbildung befinden. Dem jüngsten Stadium dürfte eine feine gleichmässige Granulirung entsprechen. Die Bildung des Secretes wird durch das Auftreten von gröberen, stärker gefärbten Körnchen vorbereitet. Ob sie durch das Anschwellen oder durch das Verschmelzen der feineren Granula entstehen, kann ich nicht entscheiden. Bei Körnchen, welche eine geringe Grössenzunahme zeigten, konnte ich niemals etwas sehen, was eine Erklärung im letzteren Sinne gerechtfertigt hätte; andererseits erhielt ich bei solchen grösseren Kalibers, wie sie der Bildung von grobkörnigen Massen voraus zu gehen scheinen, Bilder, die sehr deutlich für ein Zusammenfliessen von Körnchen sprechen. Aus den grobkörnigen, klumpigen Massen dürfte die homogene Substanz entstehen, welche als Secret aus der Zelle entleert wird. Niemals konnte ich bei Pseudopus beobachten, dass eine grössere Menge desselben sich innerhalb der Theca angesammelt hätte, es scheint vielmehr kurz nach seiner Bildung entleert zu werden: viele der Zellen mit Pfröpfen waren durchaus granulirt, die Homogenität erstreckte sich überhaupt nur auf jenen blauen Streif nächst dem Lumen; die Umwand-

1) Leider war es mir nicht möglich, das Secret unserer Becherzellen auf seine chemische Beschaffenheit zu untersuchen; ick kann mich daher über dieselbe nicht aussprechen. Es ist allerdings sehr wahrscheinlich, dass sie Mucin absondern; es wären dann die Körnchen als Mucigen anzusprechen. Wenn dem so ist, so findet die Behauptung Klein's (29) und Watney's, dass sich Mucigen mit Hämatoxylin nicht färbt, keine Bestätigung.

lung des Inhalts in das Secret scheint allerdings schon tiefer vorbereitet zu werden (Auftreten von gröberen, stärker gefärbten Körnchen unterhalb des blauen Streifens und in den tieferen Partieen der Zelle), jedoch erst in der Nähe des freien Zellendes (vielleicht erst im Momente der Absonderung) zum Abschluss zu kommen. Wie sich die Zwischensubstanz diesem Processe gegenüber verhält, vermag ich nicht anzugeben; selbstverständlich lässt sie mit der zunehmenden Auflösung der Körnchen sich immer weniger von diesen unterscheiden und dürfte wahrscheinlicher Weise an der Bildung des Secrets wohl auch Antheil nehmen.

Die Querschnittsbilder zeigen, dass die Secretbildung von der medianen, der Längsachse der Zelle zunächst gelegenen Partie ausgeht und peripheriewärts fortschreitet. Die groben Körnchen treten central auf, während sie an der Peripherie noch fehlen: niemals konnte ich eine dieser entgegengesetzte Lagerung der Körnchen beobachten. Auch die übrigen Veränderungen nehmen, wie aus den mitgetheilten Befunden hervorgeht, in der medianen Partie der Zellen ihren Anfang.

Ich muss bemerken, dass ich am frischen Objecte die Stadien des Processes niemals mit der Vollständigkeit beobachten konnte, wie an Schnitten. Immerhin waren Thatsachen, die für seinen Verlauf characteristisch sind, intra vitam mit Deutlichkeit zu erkennen, so die Verschiedenheit in der Grösse der Körnchen, die grobkörnigen Massen, das Austreten eines homogen oder schwach granulirten Pfropfes und das homogene Aussehen der Zellen in der Aufsicht, welches an Längsschnitten dem blauen Streif nächst dem Lumen entsprechen würde und wie dieser zuweilen noch Spuren einer granulären Structur aufweisen kann. Da nun mehrere und zwar marcante Stadien durch Controlle am lebenden Objecte sichergestellt sind, so liegt wohl kein Grund vor, die anderen, deren scheinbares Fehlen an Zellen im frischen Zustande in der Schwierigkeit der Beobachtung seine Erklärung finden dürfte, die sich ferner zwischen die als vorhanden constatirten zwanglos einfügen lassen, als Kunstproducte zu betrachten.

Die für Anguis erwähnten Eigenthümlichkeiten dürften auf einen trägeren Gang des Processes hindeuten. Die Metamorphose des Secretionsmaterials geht wahrscheinlich langsamer vor sich,

wenigstens glaube ich das häufigere Vorkommen von grobkörnigen Massen, das so seltene von Pfröpfen und vielleicht auch die homogene Beschaffenheit eines zuweilen grösseren Theiles des Inhaltes nach dieser Richtung hin auffassen zu können.

Die Mehrzahl der secernirenden Zellen an der Zungenunterfläche besitzen, wie gesagt, ein in seiner Gestaltung sehr variirendes Netzwerk. Es wurden bereits die Gründe angegeben, warum dasselbe nicht als eine präformirte Structur anzusehen sei. Meiner Ansicht nach ist das Netzwerk in seinen verschiedenen Bildungsphasen der Ausdruck für eine regere, rascher ablaufende Secretbildung.

Der Process, welcher hier den Erscheinungen zu Grunde liegt, ist seinem Wesen nach nicht verschieden von demjenigen, welchen wir bei den secernirenden Zellen mit granulärem Inhalt beobachtet haben. Hier wie dort findet eine Umwandlung der Körnchen in eine zur Absonderung bestimmte Substanz statt; in dem einen Falle geschieht dies nur mit einem kleinen, dem Lumen jeweilig zunächst liegenden Theil derselben, und das Umwandlungsproduct erscheint als homogene Masse, während im anderen Falle, ein viel grösserer Theil, meist sogar der ganze Inhalt von der Metamorphose ergriffen wird und sich dann an Schnitten als ein Netzwerk, dessen Maschen eine homogene Substanz erfüllt, präsentirt. — Das häufige Auftreten von Pfröpfen an den „Becherzellen“ dieser Region, sowie das Herausragen des Netzwerkes aus den Mündungen cylindrischer Becherzellen deutet auch auf eine regere Secretion.

Ein Gerüstwerk oder etwas dem ähnliches konnte ich an den Becherzellen im frischen Zustande nicht sehen; jedenfalls entspricht es den veränderten Körnchen und somit einem Theil des Secretionsmaterials; ob sie jedoch während des Lebens der Zelle eine derartige Veränderung eingehen, muss dahin gestellt bleiben. List (44, 46) hat dieses an Schnitten auftretende Netzwerk, von ihm „Filarmasse“ genannt, eingehend beschrieben und erwähnt zu wiederholten Malen, dasselbe auch an lebenden Zellen gesehen zu haben. Merk (50) sagt über den Inhalt der Becherzellen der Oberhaut von Forellenembryonen: „Der stets dunkle Inhalt ist bei schwächerer Vergrösserung wie gekörnt, zeigt aber mit starken Trockensystemen, deutlicher mit Immersionssystemen betrachtet ein Gerüstwerk. Doch sind es durchaus nicht alle Becherzellen, an denen man ein solches Balkenwerk bemerken

kann; bei vielen ist der Inhalt mehr weniger homogen, mit helleren und dunkleren Flecken. Es ist höchst wahrscheinlich, dass dieses verschiedene Aussehen mit der Secretionsfähigkeit der Zellen zusammenhängt, und ich will davon weiter unten sprechen." Leider hält Merk sein Versprechen nicht und kommt auch nicht mehr auf das Gerüstwerk zurück. Uebrigens scheint er — nach der Schilderung des von ihm beobachteten Secretionsprocesses zu schliessen — den Inhalt der Becherzellen für einen granulären zu halten. Ferner sah Merk an dem Inhalte aller Becherzellen eine eigenthümliche, sehr träge Bewegung: „Einzelne Flecken und Körner wurden heller und dunkler oder verwandelten ihre Formen; so wird aus einem ankerförmigen Fleck eine Figur, die einem L gleicht u. s. w." Mittels Reichert's Apochromat 2 mm Oc. 18 glaubte ich einige male eine träge Bewegung der Körnchen unterscheiden zu können; doch lag die Erscheinung an der Grenze des Wahrnehmbaren, so dass ich in diesem Punkte meiner Sache nicht ganz sicher bin.

Nach fremden sowie eigenen Beobachtungen scheint es mir zweifellos, dass die Körnchen bei der Secretbildung in den Becherzellen irgend einen Auflösungsprocess eingehen; das Secret wird aus dem Endproducte dieses Processes, an welchem höchst wahrscheinlich auch die Zwischensubstanz Antheil nimmt, bestehen. Es ist ja immerhin möglich, dass bei dieser Umwandlung die Körnchen intra vitam zu einer Art Maschen- oder Gerüstwerk zerfliessen; schon a priori wäre es dann sehr wahrscheinlich, dass dasselbe in seiner Form nicht constant sein, sondern dass diese einer steten, die Auflösung der Körnchen begleitenden Veränderungen unterliegen würde; damit würden auch — abgesehen von den Beobachtungen Merk's — die mannigfachen Variationen des Maschenwerkes am gehärteten Objecte übereinstimmen. Doch lässt sich, so lange ein Netzwerk an den Zellen im frischen Zustande nicht zu finden ist, die Möglichkeit eines Kunstproductes nicht von der Hand weisen. Ob das eine oder das andere richtig ist, halte ich — was die Hauptsache anbelangt — für ziemlich irrelevant; jedenfalls ist das sich an Schnitten meiner Objecte präsentirende Netzwerk keine präformirte Structur, sondern als der Ausdruck der sich in Becherzellen vollziehenden Umwandlung aufgehäufter Secretstoffe aufzufassen, eine Umwandlung, welche, da sie meist den ganzen Inhalt

oder zum mindesten den grössten Theil desselben ergreift, auf eine regere Secretbildung hindeutet.

Für diese Anschauung spricht noch ein gewichtiger Umstand, der mir anfangs entgangen war. Der an allen Schnitten zwischen den secernirenden Zellen der Zungenunterfläche und denjenigen des Zungenrückens zu beobachtende Unterschied bezüglich ihres Inhaltes liess auch eine entsprechende Verschiedenheit zwischen ihnen im frischen Zustande vermuthen; und ich konnte mich auch davon überzeugen, dass die meisten Becherzellen der Zungenunterfläche, frisch untersucht, ein homogenes Aussehen hatten; bei einer Minderzahl konnte man einen granulären Inhalt mehr oder weniger deutlich erkennen. Ein homogener Inhalt ist nun, soviel wir über die Secretbildung bei unseren Zellen erfahren haben, als der Ausdruck eines späten, weit vorgeschrittenen Stadiums anzusehen; es werden somit die Befunde an Schnitten durch diejenigen an den lebenden Zellen bestätigt.

Das rücksichtlich der Bedeutung des Netzwerkes Gesagte dürfte auch für die im unteren Theile der interpapillären Buchten gelegenen Zellen in Anspruch zu nehmen sein. Anfangs war ich versucht, hier postmortale Erscheinungen anzunehmen, die, wie ich glaubte, dadurch entstanden sein möchten, dass die eindringende Conservirungsflüssigkeit die Zellen erst zu einer Zeit erreichte, als dieselben schon abzusterben begannen. Grund dieser Auffassung war zunächst das hier und da destruirte Aussehen der betreffenden Zellen bei Anguis, sowie die hier sehr grosse Unregelmässigkeit und Undeutlichkeit des Fadenwerkes. Anderer Ansicht wurde ich erst, nachdem ich die entsprechenden Verhältnisse bei Pseudopus gesehen, auf welche die erwähnte Deutung nicht angewendet werden kann. Hier ist der allmähliche Uebergang von Körnchen zum Netzwerk sehr deutlich wahrnehmbar. Allerdings erreicht dieses den Grad der Ausbildung nicht, den wir an den Becherzellen der Zungenunterfläche beobachtet haben; es sind auch die Fäden meist dünner. Zwischen ihnen liegen oft noch einige unregelmässig contourirte Körnchen. Im allgemeinen herrscht jedoch zwischen diesen und jenen Befunden eine zu marcante Analogie, als dass nicht auf alle die gleiche Erklärung Anwendung finden könnte.

Es besteht also zwischen den secernirenden Zellen an der Zungenunterfläche und in den Tiefen der interpapillären Räume

einerseits und denjenigen an den oberen Theilen der Papillen andererseits ein gewisser Unterschied, der darin seinen Ausdruck findet, dass die einen sich unter gewöhnlichen Verhältnissen im Zustande regerer Secretbildung und Secretion befinden, bei den anderen diese Processe langsamer und wie es scheint weniger energisch ablaufen. Doch berechtigt dieser Unterschied nicht zu der Aufstellung specifisch differenter Zellarten. Abgesehen von ihren Functionszuständen stimmen die Zellen in allen wesentlichen Momenten mit einander überein, zu denen ich übrigens ihre Gestalt aus theils erwähnten, theils noch anzugebenden Gründen nicht rechne. Ferner ist der Secretbildungsprocess bei den beiden Zellkategorien — um mich vorläufig so auszudrücken — soviel aus allen Befunden hervorgeht, nur graduell und nicht qualitativ verschieden, die beiden Arten der Secretbildung sind extreme Formen ein und desselben Processes, welche durch eine Reihe von Zwischenformen mit einander verbunden sind, indem an einer und derselben Zelle Anzeichen der einen und der anderen Art auftreten können; schliesslich sind hier wie dort beide Formen der Secretbildung vertreten, nur ist es die eine stets in sehr geringem Maasse.

Warum nun diese eigenthümliche Vertheilung der Functionsintensitäten vorherrscht, ist schwer zu sagen. Man könnte höchstens auf eine Analogie bei Drüsen hinweisen.

Obwohl die interpapillären Räume in physiologischer Hinsicht Drüsen vollständig gleichwerthig sind, so kann man sie gewiss nicht mit diesem Namen bezeichnen, da ihnen dasjenige Merkmal, welches sämmtlichen acinösen und tubulösen Drüsen zukömmt — (von den einzelligen und den Drüsen ohne Ausführungsgang ist hier selbstverständlich abzusehen) — nämlich ein nach einer Seite hin offener Hohlraum, welcher hier durch einen röhrenförmigen Gang (Ausführungsgang) nach aussen mündet — fehlt. Nun weicht das den Ausführungsgang auskleidende Epithel von den Zellen des Drüsenkörpers sowohl in seiner Beschaffenheit als auch functionell mehr oder weniger ab. — Im vorliegenden Falle haben wir es mit Falten zu thun, die eine gewisse Aehnlichkeit mit Drüsenschläuchen nicht verkennen lassen; die Falten würden den Schläuchen selbst, das Bindgewebe der Schleimhaut der Tunica propria und die oberen, von den Papillenspitzen begrenzten Endstücke der interpapillären Räume, den Ausführungsgängen

der Schläuche entsprechen. Vielleicht liegt hier eine morphologische Uebergangsstufe zur Drüsenbildung vor, worauf übrigens schon die ganze Configuration der Elemente hindeutet; es würde sich dann eine functionelle Verschiedenheit zwischen dem unteren und dem oberen Abschnitte der interpapillären Räume angebahnt haben.

Vielleicht lässt sich von diesem Gesichtspunkte aus das eigenthümliche Phänomen erklären.

Auch dafür, dass bei den Becherzellen der Zungenunterfläche ein regerer Secretionsprocess vorherrscht, lässt sich eine Ursache kaum mit Sicherheit angeben. Es ist wohl möglich, dass durch die bei dem oftmaligen Vorstrecken der Zunge erfolgende Reibung der betreffenden Partieen an dem Mundboden und an den Rändern des Unterkiefers ein Reiz gesetzt wird, welcher die Zellen zu einer energischeren Thätigkeit veranlasst; auch ist es denkbar, dass das Secret der sehr nahe gelegenen Unterzungendrüse auf die Zellen einwirkt. Wir können hier jedenfalls über Vermuthungen nicht hinausgehen. Zweifelsohne lassen sämmtliche secernirenden Zellen der Zunge von Anguis und Pseudopus keine specifischen Unterschiede erkennen und müssen daher als eine Zellart aufgefasst werden.

Ich habe, um die Continuität der Darstellung nicht zu stören, einschlägige Angaben nur insoweit angeführt, als mir behufs besseren Verständnisses des Ganzen zweckmässig erschien. Es sollen nun die Beobachtungen anderer Autoren mit den meinigen verglichen und, wenn nöthig, näher besprochen werden. Von einer Berücksichtigung der gesammten Becherzellenlitteratur muss ich natürlicher Weise absehen; es sollen hauptsächlich diejenigen Fragen in den Kreis der Erörterungen gezogen werden, welche mit den von mir discutirten im Zusammenhange stehen.

Wer sich mit der Geschichte der Becherzellen des näheren bekannt machen will, den verweise ich auf die ausführlichen und sorgfältigen Litteraturverzeichnisse von List (46) und Paneth (51).

Nur wenige Autoren thun der körnigen Beschaffenheit des Becherzelleninhaltes keine Erwähnung.

Die Angaben von Edinger beziehen sich theilweise, die von Haller und Boll nur auf Wirbellose. Nach Edinger (12) ergiessen die Becherzellen im Oesophagus von Torpedo aculeata eine glasige, schleimige Substanz; diejenigen von Pterotrachea (13) sind mit einer glasshellen Masse erfüllt. Haller (21) beschreibt

den Inhalt der Becherzellen (aus der Mundhöhle der Rhipidoglossen) nicht, scheint aber — nach seinen Angaben zu schliessen — keine Körnchen in der Theca gesehen zu haben.

Nach Boll (7) ist die Theca bei den Becherzellen der Mollusken mit einer durchsichtigen, fadenziehenden, schleimigen Substanz erfüllt.

Auf die Beobachtungen Klein's (29, 30), der in den Magenepithelzellen von Triton cristatus und in den Becherzellen der Darmzotten und der Lieberkühn'schen Drüsen ein Netzwerk feiner Fibrillen (intracellular network) und eine die Maschen der letzteren ausfüllende, homogene Zwischensubstanz, das Mucin, beschreibt, kommen wir später zurück.

Drasch (10), der die Becherzellen des Epithels der Haut von Amphibien und Fischen und diejenigen des Trachealepithels als Gebilde ganz verschiedener Natur ansieht, leugnet bei ersteren jede Structur im Inneren und bezeichnet ihren Inhalt als fast homogen, während er im Zellenleibe der letzteren ein ausgeprägtes, mit Knotenpunkten versehenes Netzwerk fand.

Holl (26) bezeichnet den Inhalt der Theca bei den Becherzellen im Mundhöhlenepithel von Salamandra maculata als eine helle, leichtkörnig getrübte Masse. Später, in seiner Arbeit über die Anatomie der Mundhöhle von Rana temporaria (27), scheint er an der körnigen Natur des Becherzelleninhaltes wieder irre zu werden und zwar in Folge des Umstandes, dass er hier Becherzellen, in denen keine Körnchen zu erkennen sind, sowie andere Zellen antrifft, die sich von jenen durch die Weite ihres Stomas, ihre mehr cylindrische Gestalt sowie eine verschiedene Zahl von Ausläufern an ihrem unteren Ende und schliesslich durch einen körnigen Inhalt unterscheiden. Diesen scheint er nun für die Becherzellen nicht zugeben zu wollen. Holl citirt zunächst Leydig: „Bei Leydig finde ich nicht angegeben, dass der Inhalt der Becherzellen körniger Natur ist . . .“, es folgt nun eine Beschreibung der Becherzellen aus Leydig's Werk „Zelle und Gewebe“ (42), in welchem dieser Forscher allerdings nichts von Körnchen spricht, den Secretraum der Becherzellen vielmehr von einem Maschenwerk durchziehen lässt. Jedoch erwähnt Leydig den Körncheninhalt der Becherzellen zu wiederholten Malen; so gleich bei seiner ersten Beobachtung derselben (38), wo er die von ihm sogenannten „Schleimzellen“ als grössere oder

kleinere, mit einem „feinkörnigen oder auch ganz hellen Inhalt versehene Blasen“ beschreibt. Ebenso in seinem Lehrbuche der Histologie (39): „Die kleinsten (Schleimzellen) übertreffen (bei Knochenfischen) die ordinären Oberhautzellen nur um weniges, die grössten aber, wie sie an ungewöhnlich schlüpfrigen Fischen (Aal, Schleie, Aalraupe) auffallen, sind bedeutende, mit einem zähen, körnigen oder auch ganz hellen Fluidum gefüllte Blasen“. In seinen Untersuchungen über die Sinnesorgane der Schlangen (41) bemerkt Leydig, dass zum Unterschiede von den Schleimzellen des becherförmigen Organes, welche ein helles, körnchenloses Secret besitzen, den Schleimzellen des umliegenden Epithels ein körniger Inhalt zukömmt. Aus diesen Angaben geht hervor, dass Leydig den körnigen Zustand der Becherzellen wohl gekannt hat. Holl beruft sich ferner auf List: „Auch List spricht in seinen neuen Abhandlungen nicht von einem körnigen Inhalte der Becherzellen“; erwähnt jedoch früher, dass nach List die Becherzellen vom Blasenepithel des Frosches, frisch betrachtet, mattglänzende Körner enthalten. Um nicht falsch verstanden zu werden, muss ich hervorheben, dass Holl mehrere Beobachtungen (Schiefferdecker, Eimer, Arnstein), sowie das schwerwiegende Zeugniss von Fr. E. Schulze anführt, nach welchem der Inhalt der Becherzellen (zum mindesten in einem bestimmten Stadium) ein granulärer ist. Holl sieht sich genöthigt, auf Grund des verschiedenen Inhaltes sowie morphologischer Momente die Becherzellen in der Mundhöhle von Rana temporaria und die von ihm beschriebenen „Körnchenzellen“ als zwei specifisch verschiedene Zellarten zu betrachten.

Toldt (60) bezeichnet den Inhalt der Becherzellen des Darmes beim Menschen als völlig homogen, hell und durchsichtig.

Von den zahlreichen Autoren, denen die granuläre Natur des Becherzelleninhaltes bekannt war, kannten die meisten auch seine homogene Beschaffenheit; auch der Unterschied der Körnchen bezüglich ihrer Grösse wird zu wiederholten Malen betont.

Leydig, der Entdecker der Becherzellen und zugleich der erste, welcher sie als einzellige Drüsen auffasste, wurde bereits citirt.

Gegenbaur (19) beschreibt die Becherzellen in der Lungenschleimhaut von Fröschen und Tritonen: der obere Abschnitt der Zellen ist mit dicht gedrängten, in einer spärlichen Grund-

substanz eingebetteten Körnchen gefüllt; der untere enthält Protoplasma und Kern; bei Triton sind die Körnchen etwas feiner; Gegenbaur traf dieselben auch im Innern der Lunge in kleinen Klümpchen an.

Dönitz (8) sagt von den „Zellmänteln" (nach Brettauer und Steinach (6) aus dem Darmepithel: „Häufig scheint jegliche Spur des ursprünglich granulirten Inhaltes zu fehlen, indem das ganze Gebild hyalin aussieht.

Nach Arnstein (2) ist der Inhalt der Becherzellen der Darmschleimhaut bei hungernden Thieren häufig vollkommen glänzend, manchmal schwach körnig; bei Thieren, die in der Verdauung begriffen sind, stark körnig. Die Becherzellen verhalten sich je nach der Verschiedenheit ihres Inhaltes verschieden gegen Reagentien.

Fries (18) unterscheidet an den Becherzellen des Darmes mehr keulen- oder becherförmige, den Rheinweingläsern ähnliche und mit einem mattglänzenden homogenen Inhalt erfüllte und mehr cylindrische Formen, die eine leicht körnige Masse enthalten.

Nach Knauff (32) entstehen die Becherzellen der Bronchialschleimhaut durch Schleimmetamorphose aus den Flimmerzellen. Die Flimmerzellen lassen in ihrem Innern feine oder feinste Körnchen (Tröpfchen) erkennen: „Ueberschreitet die Menge dieser feinen Tröpfchen ein gewisses Maass, so erleidet die Flimmerzelle wesentliche Veränderungen. Zuerst fallen die Cilien ab und der ursprünglich cylindrische oder schlanke, kegelförmige Zellkörper wird dicker, mehr eirund. Bei noch stärkerer Ansammlung der feinen Tröpfchen bilden dieselben meist unmittelbar über dem Kerne ein ziemlich abgegrenztes Häufchen oder confluiren auch zu einem oder mehreren grossen Tropfen. Diese dringen dann gegen den Ciliarrand vor, verdünnen und durchbrechen denselben endlich, so dass der Rest der Zelle einen nach oben offenen Trichter bildet." An fertigen Bechern ist der Inhalt oft nicht wahrnehmbar, lässt sich jedoch durch Silberbehandlung als eine vollständig homogene, gallertige Masse erweisen; an einzelnen Bechern ist er eine feinkörnige Masse. — Es ist wohl ersichtlich, dass Knauff als das am weitesten vorgerückte Stadium der

Schleimmetamorphose den mit homogenem Inhalt erfüllten Becher ansicht.

Nach den classischen Untersuchungen von F. E. Schulze (58) erscheint der Inhalt der Theca bei den Becherzellen aus der Oberhaut der Fische und Amphibien sowie dem Respirations- und Verdauungstracte der Wirbelthiere als eine aus zahlreichen, mässig stark lichtbrechenden, mattglänzenden Körnchen und einer helleren, zähflüssigen Zwischensubstanz. Nach Einwirkung von Müller'scher Flüssigkeit ist der körnige Inhalt aufgehellt, die Körnchen verblassen und sind nur noch an der Innenseite der Wandung und in der Nähe des Protoplasmarestes deutlich zu erkennen.

Kölliker (33) sagt in seinem Handbuche der Gewebelehre: „In der Haut vieler Fische kommen . . . . mit zähem, körnigem oder auch ganz hellem Inhalt gefüllte Zellen vor, die ihr Secret durch Bersten entleeren. Hierher gehören auch die im Drüsenepithel vieler Thiere vorkommenden Körnerzellen, denen ich auch die von Gegenbaur in der Lunge von Batrachiern gefundenen Secretionszellen anreihe."

Eimer (14) sagt von dem Inhalt der Becher: „. . . . Doch muss ich den Inhalt betreffend hier kurz anführen, dass derselbe in einem späteren Stadium nicht mehr glasglänzend, beinahe homogen, sondern dass er hellkörnig, noch später aber dunkelkörnig ist." Darnach zu schliessen scheint Eimer in dem körnigen Inhalt den Ausdruck eines älteren Entwickelungszustandes zu sehen; doch widersprechen dieser Anschauung die Erklärungen (p. 545) der Abbildungen Taf. XII, Fig. 9, 10, 11, 12.

Rabl-Rückhardt (54) beobachtete in der Kiemenhöhle und im Fuss von Buccinum undatum Becherzellen mit theils körnigem, theils homogenem Inhalt.

Aus dem von Schiefferdecker (57) geschilderten Bildungsprocesse der Becherzellen der Krötenblase geht hervor, dass in einem ziemlich frühen Stadium dunkle Körnchen auftreten, welche sich in den späteren Stadien an Zahl vermehren.

Biedermann (4, 5) untersuchte die Drüsen und Becherzellen der Zunge des Frosches sowie die Nickhautdrüsen dieses

Thieres auf ihren histologischen Bau und auf die Art und Weise der Secretbildung und gelangte bei den genannten Objecten zu ziemlich übereinstimmenden Resultaten.

Neben helleren fein granulirten und homogenen Zellen erscheinen andere, deren vorderer Abschnitt von dunkeln, stark lichtbrechenden Körnchen erfüllt ist. Es handelt sich hier nicht um zwei von einander verschiedene Zellarten, sondern um verschiedene Entwickelungsstufen einer und derselben Zellform, wofür unter anderem auch der Umstand spricht, dass die Zellen nach Einwirkung der zu Isolation verwendeten Reagentien (Drittel Alcohol, Müller'sche Flüssigkeit, Osmiumsäure) ein durchaus gleichartiges Aussehen gewinnen, indem sie sich unter bedeutender Quellung und völlige Aufhellung des Inhaltes zu Bechern mit deutlichem, runden Stoma umwandeln. Von der ursprünglichen Verschiedenheit bleibt höchstens die gestrecktere, schwächere Form der früheren Körnerzellen bemerkbar. Diese Umwandlung vollzieht sich jedoch nicht bei allen Zellen mit gleicher Leichtigkeit und bleibt bei einigen ganz aus. Es sind dies diejenigen Zellen, deren Inhalt schon im frischen Zustande sehr fein gekörnt und eigenthümlich mattglänzend erscheint; diese sind die jüngsten Entwickelungsformen, die Mehrzahl der Körnerzellen aber Zwischenformen zwischen jenen und den hellen Zellen. — Von den Becherzellen des Darmes sagt Biedermann: Untersucht man wiederholt das Darmepithel des Frosches in indifferenten Flüssigkeiten, so gewinnt man bald die Ueberzeugung, dass die Zellen mit dunkelkörnigem Inhalt in der That nur Entwickelungsstufen echter Becherzellen mit hellem, homogenem Inhalt und rundem Stoma sind. Denn sowie es Strecken der Schleimhaut gibt, wo die Körnchenzellen fast gänzlich fehlen und dafür helle Becher in Menge auftreten, so findet man oft auch in einem und demselben Präparate alle möglichen Uebergangsstufen zwischen beiden Zellformen.

Von dieser wichtigen Arbeit hatte ich erst Kenntniss erlangt, nachdem ich den grössten Theil meiner Untersuchungen

bereits abgeschlossen, und freue mich, die meisten der in ihr niedergelegten Beobachtungen bestätigen zu können. Die Auffassung der Zellen mit körnigem Inhalt als Becherzellen in einer bestimmten Phase ihrer Entwickelung, des feinkörnigen als des jüngsten Zustandes, des Bechers mit homogenem Inhalt als des Endstadiums der Mucinmetamorphose, haben unsere Untersuchungen als gemeinsame Resultate; die ungleich schnelle Umwandlung der Körnerzellen im Zungenepithel des Frosches durch Reagentien findet ihre Analogie in der verschieden schnellen Veränderung der granulären Zellen der Zungenschleimhaut von Anguis und Pseudopus nach Einwirkung von Müller'scher Flüssigkeit; unsere Abbildungen der Zellen mit Körncheninhalt gleichen einander auffallend.

Die Ansicht Merk's (50), dass das verschiedene Aussehen des Zellinhaltes der Becherzellen mit ihrer Secretionsfähigkeit in Zusammenhang steht, wurde bereits erwähnt (p. 213).

Nach den Untersuchungen von Paneth (51) über die Becherzellen des Dünndarms (Triton, Maus) erscheint der Inhalt der Becherzellen im frischen Zustande theils homogen, theils mehr oder weniger körnig. Derselbe wird nur durch Picrinsäure conservirt. An Schnitten erscheinen die Becherzellen zum grössten Theil mit vollkommen scharf contourirten Körnchen erfüllt. An anderen sind die Körnchen etwas in die Länge gezogen. Man sieht die Körnchen ausserhalb der Theca im Lumen des Darmes liegen und dort zu einem wolkigen Secret confluiren. Paneth verwendet als Färbemittel hauptsächlich Saffranin. Nach Härtung in Picrinsäure färbt sich dann der Inhalt der Theca braunroth bis rostbraun mit einem deutlichen Umschlag in das Gelbe. Bei der Maus sind die Becherzellen mit homogenem Secret häufiger, als die mit körnigem. Paneth erhält den Eindruck, als ob es diesbezüglich individuelle Verschiedenheiten gäbe. Am menschlichen Darm sind die Körnchen in der Theca sehr deutlich zu sehen. Beim Hunde war der Inhalt der Becherzellen nach jeder Behandlung nahezu homogen und ungefärbt. Es liegen (Triton) oft Becherzellen mit körnigem, gelblichen Inhalt der Theca, andere mit körnigem, rothen und solche mit homogenem, kaum gefärbten neben einander auf einem Schnitte, so dass also die Vermuthung, diese Unterschiede beruhten auf kleinen

Unregelmässigkeiten der Behandlung, abgewiesen werden muss. „Becherzellen mit körnigem", fährt Paneth fort, „und solche mit homogenem Secret sind ja bereits im überlebenden Zustande zu unterscheiden, wie erwähnt. Die Härtung und Färbung lässt uns also noch weitere Unterschiede bezüglich des Inhalts der Theca erkennen." — Aus seinen Beobachtungen ergiebt sich im Zusammenhang mit den Resultaten früherer Beobachter für Paneth der Schluss, dass das Secret bei den Becherzellen der Wirbelthiere in Form von Körnchen (Pfröpfchen) auftrete. — Ob Paneth die verschiedene Beschaffenheit des Inhalts als den Ausdruck verschiedener Zustände ansieht, lässt sich nicht mit Sicherheit feststellen.

Langley (35) fasst die nach seinen sowie nach den Beobachtungen anderer Autoren den Zellen gewisser Drüsen gemeinsam zukommenden Eigenthümlichkeiten der Structur und der Veränderungen, die während der Secretion in ihnen Platz greifen, zusammen. Zu diesen Drüsen rechnet er unter anderen die serösen und Schleimspeicheldrüsen, sowie alle ähnlichen Drüsen der Schleimhäute der Wirbelthiere[1]). Wenn auch die Becherzellen hier nicht speciell erwähnt sind, so scheint es mir doch — zumal sie von den meisten Autoren als einzellige Drüsen aufgefasst werden, welcher Ansicht ich mich anschliesse — in Folge ihres häufigen Vorkommens in den angeführten Regionen nicht unwichtig, die Differenzen zwischen Langley's und meinen Beobachtungen hervorzuheben. Langley sagt: „In all' diesen Zellen" (Zellen der genannten Drüsen) „finden während der Secretion folgende Veränderungen statt: Die Granula nehmen an Zahl und gewöhnlich, wenn auch nicht immer, an Grösse ab, die hyaline Substanz nimmt an Menge zu.... Ueberdies sind die Details der Veränderungen bei der Mehrzahl der Zellen dieselben. Die hyaline Substanz wächst hauptsächlich in der äusseren Region der Zellen, und die Granula verschwinden in dieser Region, so dass eine äussere nicht granuläre und eine innere granuläre Zone entsteht"[2]). Die Behauptung Langley's bezüglich

1) . . . the serous and mucous salivary glands and the similar glands of the mucous membrane of the mouth, nose, pharynx, oesophagus etc.

2) In all these cells, during active secretion the following changes take place. The granules decrease in number and usually if not all-

der Grössenveränderung der Granula bei der Secretbildung[1]) kann für die Becherzellen nicht in Anspruch genommen werden. Bei letzteren ist der feinkörnige Inhalt der Ausdruck eines frühen Stadiums der Secretbildung und somit in seiner Beschaffenheit ziemlich weit entfernt von dem fertigen Secret, dessen Bildung durch das Auftreten von gröberen Körnchen gekennzeichnet wird. Eine Abnahme der Körnchen an Zahl muss mit ihrer Grössenzunahme, falls der Fassungsraum der Zelle nicht grösser wird, nothwendigerweise Hand in Hand gehen. Ein Wachsen der hyalinen Substanz sowie ein Verschwinden der Granula in der äusseren Region der Zelle (Langley meint damit den unteren basalen Abschnitt) konnte ich weder bei mässig, noch bei intensiver secernirenden Becherzellen beobachten[2]).

Ich wollte schiesslich die Veränderungen kennen lernen, welche an Becherzellen nach intensiver Secretion auftreten. Diese wurde durch subcutane Injectionen von Pilocarpin herbeigeführt, welches Mittel zu dem gleichen Zwecke Klose (31) bei den Becherzellen des Darmes und Biedermann (5) bei den Becherzellen der Froschzunge mit günstigem Erfolge angewendet haben. Die Versuche wurden an Pseudopus angestellt; er eignet sich wegen seiner grösseren Widerstandsfähigkeit für dieselben besser als Anguis, welche meist schon nach Einverleibung eines geringen Quantums des Giftes zu Grunde geht. Leider vereitelte das Eintreten der kälteren Jahreszeit die Anschaffung des zu einer ausgedehnten Versuchsreihe nothwendigen Materials; unter

ways in size; the hyaline substance increases in amount. . . Moreover in the majority of the cells the details of the changes which take place are much the same. The hyaline substance increases chiefly in the outer region of the cells, and the granules dissepear from this region, so that an outer non-granular zone and an inner granular zone are formed.

1) Langley sagt von den Körnchen, dass sie dazu bestimmt seien, die organischen Substanzen der Secretion zu erzeugen: The cell-granules are . . . . substances stored up in the cell and destined to give rise to the organic substances of the secretion.

2) Selbstverständlich fällt es mir nicht ein, die Richtigkeit der Behauptungen Langley's, welche sich ja auch auf Forschungen anderer Autoren, wie Heidenhain (Pancreas) (24), Lavdowsky (Schleimdrüsen der Mundhöhlenschleimhaut) (37) beziehen, bezüglich der von ihm angeführten Drüsen zu bezweifeln.

solchen Umständen war es mir nicht möglich, durch Erzeugung verschieden starker Reizzustände den Gang der Veränderungen zu verfolgen, und musste ich mich mit der Beobachtung der bei maximaler Reizung auftretenden Erscheinungen begnügen. Dass somit meine Befunde manche Lücken aufweisen, ist wohl selbstverständlich; doch konnte ich immerhin zu bestimmten Resultaten kommen.

Die Versuchsthiere waren vollkommen lebenskräftig und von gleicher Grösse. Jedem derselben wurde eine gleiche Menge Pilocarpin (0,14 gr in Dosen zu 0,02 gr früh und Abends an aufeinanderfolgenden Tagen) subcutan injicirt. Die Vergiftung hatte eine grosse Mattigkeit und starke Salivation zur Folge: die Untersuchung der Flüssigkeit erwies einen ziemlichen Gehalt an Mucin.

Die Becherzellen der Zungenschleimhaut eines auf die angegebene Weise behandelten Thieres lassen, frisch und in situ betrachtet, im Ganzen eine bedeutende oder geringere Abnahme an Grösse, sowohl, wie mir schien, der Breite als Höhe nach erkennen, doch finden sich auch solche, bei welchen man eine Verminderung des Volumens nicht annehmen kann. Viele zeigen als Inhalt eine krümlige, wie fein granulirte Masse, die man auch als ein sehr engmaschiges Netzwerk deuten könnte. Bei manchen Zellen ist der obere Theil heller als der übrige Zellinhalt und hat eine mehr gleichartige Beschaffenheit; dieser Abschnitt kann verschieden gross sein und sich auch bis auf einen schmalen Streifen nächst dem freien Ende reduciren. — Unter dem Auge des Beschauers treten homogene kugelförmige Pfröpfe aus den Zellen und schnüren sich von ihnen ab, so dass sie an manchen Stellen frei vor den Zellen liegend in grosser Menge anzutreffen sind (Fig. 22 a). Da der zum grossen Theil entleerte schleimige Inhalt die Zellen bedeckt, so erhält man sehr selten eine reine Ansicht von ihnen; klare Bilder lassen an den polygonalen Feldern, welche den freien Zellenden entsprechen, hier und da eine leichte Abrundung der Ecken erkennen, welche bei aneinandergrenzenden Zellen zu der Entstehung von kleinen, dreieckigen Spalträumen geführt hat. Die Felder sind theils mit jener krümligen Masse gefüllt, theils mehr weniger homogen, oder sie zeigen eine ausgesprochen granuläre Beschaffenheit; wie in der Längsansicht, sind auch hier Vacuolen bemerkbar (Fig. 22 b).

Besser lassen sich die Zellen an in 0,75 % Kochsalzlösung

angefertigten Zupfpräparaten beobachten. Der obere Theil der Zellen zeigt manchmal eine mehr oder weniger deutliche Granulirung und lässt sich in diesem Falle von dem unteren, dunkleren Abschnitt nicht scharf abgrenzen. Vacuolen sind in grösserer Anzahl sichtbar; man findet Zellen, welche von hellen Vacuolen ganz durchsetzt sind, zwischen denen sich ein feines Netzwerk ausbreitet (Fig. 23b). Mittelst starker Vergrösserung lässt sich erkennen, dass die Fäden desselben aus reihenartig aneinander gelagerten Körnchen bestehen. Ich halte es in Folge dessen für die Reste des körnigen Inhalts der ungereizten Zelle, welche durch das Auftreten von Vacuolen zu einer derartigen Anordnung gezwungen werden. Sehr auffallende Veränderungen haben sich am Kerne vollzogen. Derselbe hat im Vergleich zu jenem der ungereizten Zelle an Grösse zugenommen; er ist oval, mit zu jener der Zelle parallel gerichteten Längsachse, oder rund; stets erscheint er mehr oder weniger weit von der Zellbasis abgerückt; Kernkörperchen sowie Kernmembran sind deutlich wahrnehmbar und stark lichtbrechend. Was die Gestalt der Zellen anlangt, finden wir im Ganzen mehr becherartige Formen als unter den Zellen im ungereizten Zustande (Fig. 23a).

Es ist klar, dass die Wirkung des Pilocarpin eine gesteigerte Secretion verursachte, und die Zellen zum mindesten einen grossen Theil ihres schleimigen Inhalts entleert haben. Die Masse, welche die meisten Zellen theilweise oder ganz ausfüllt, hat ein anderes Aussehen als der Inhalt der ruhenden Zelle. Der obere mehr weniger homogene oder granulirte Abschnitt entspricht dem noch innerhalb der Zellen befindlichen Secretionsmaterial und characterisirt somit diejenigen Zellen, welche sich desselben noch nicht ganz entledigt haben. Es hat also das Gift nicht auf alle Zellen den gleichen Einfluss ausgeübt, so dass man mehrere Stadien der Veränderung unterscheiden kann. Wahrscheinlich hängt diese Erscheinung mit der erwähnten Thatsache zusammen, dass die Zellen auch unter gewöhnlichen Verhältnissen sich in verschiedenen Zuständen der Entwickelung und Function befinden; doch gestattet mir die geringe Anzahl meiner Versuche nicht, mich über diesen Punkt bestimmt auszusprechen.

Die Umwandlung der Secretstoffe in das Secret geschieht nach Biedermann (5) an den Becherzellen der Froschzunge auf dem Wege der Vacuolenbildung: Die Vacuolen, welche das

Secret darstellen, werden entweder einzeln ausgeschieden oder fliessen zu grösseren Massen zusammen; ersteres scheint unter gewöhnlichen Verhältnissen, letzteres bei beschleunigter Secretion der Fall zu sein. Biedermann betont ferner, dass die von ihm beobachteten vacuolenähnlichen Tropfen nicht Folgeerscheinungen des Absterbens, sondern der Ausdruck einer unter physiologischen Verhältnissen eintretenden Veränderung der Drüsenzellen seien, da man auch an ganz normalen, frisch gefangenen Fröschen sehr häufig sämmtliche noch in situ befindliche Zellen der Zungendrüsen mehr oder weniger stark mit jenen hellen Tropfen erfüllt findet. — Ranvier (55) sagt, dass die Becherzellen im Epithel der den retrolingualen Lymphsack des Frosches bedeckenden Schleimhaut Vacuolen enthalten, „welche ihren Platz wechseln, in einander aufgehen, an Volumen zu- oder abnehmen, erscheinen oder verschwinden und dass diese Bewegung der Vacuolen bei Einwirkung der Electricität an Lebhaftigkeit zunimmt" [1]. Ueber die Rolle, die diesen Vacuolen bei der Secretion zufällt, spricht er sich folgendermaassen aus: „Wenn man die Becherzellen der retrolingualen Schleimhaut im frischen Zustande untersucht, bemerkt man, dass einige Vacuolen mehr oder weniger schnell verschwinden, ohne jedoch an die Oberfläche der Schleimhaut zu gelangen. Es ist wahrscheinlich, dass sie, indem sie im Innern der Zelle selbst platzen, die Flüssigkeit, welche sie einschlossen, längs des protoplasmatischen Balkenwerkes ergiessen und dass die Flüssigkeit, welche die mucigene Masse durchtränkt, einen Theil derselben mit sich fortführt. Indem sie sich also mit Mucin beladet, gelangt sie, in Schleim umgewandelt, an die Oeffnung der Zelle, d. h. an die Oberfläche" [2] . . . . . eine Ansicht, die allerdings ziemlich merk-

1) J'ai montré sur les cellules caliciformes vivantes contiennent des vacuoles qui se déplacent, s'ouvrent les une dans les autres, augmentent ou diminuent de volume apparaissent ou disparaissent et que ce mouvement vacuolaire est activé par l'excitation éléctrique.

2) Lorsqu'on examine a l'état vivant les cellules caliciformes de la membrane retrolinguale, on remarque, que quelques-unes des vacuoles qu'elles contiennent disparaissent plus ou moins rapitement sans arriver pourtant à la surface de la muqueuse. Il est probable, que, se rompant dans l'intérieur même de la cellule, elles déversent, le long de ses travées protoplasmatiques, le liquide, qu'elles renfermaient et que ce liquide, baignant les masses de mucigène, en entraîne

würdig ist und für die der Autor eigentlich gar keine Belege erbringt.

Meine Beobachtungen lassen mich keine endgültige Ansicht fassen. Eine so starke Vacuolisation, wie ich sie in Fig. 23 b abbildete und wie sie Biedermann stets bei einer grossen Anzahl von Zellen vorfand, konnte ich nur bei wenigen sehen; viele Zellen enthielten gar keine, andere nur eine oder wenige Vacuolen. Auch wollte es mir scheinen, als ob an Becherzellen von Zupfpräparaten die Vacuolen stets in vermehrter Anzahl vorhanden waren, so dass die Vermuthung naheliegt, man habe es hier mit durch mechanische Insulte verursachten Kunstproducten, somit mit Erscheinungen zu thun, welche das Absterben der Zelle andeuten. Allerdings muss man die Möglichkeit in Betracht ziehen, dass die Vacuolen an den Zellen in situ nicht so leicht gesehen werden können. — Zwar konnte ich auch an Becherzellen unter gewöhnlichen Verhältnissen Vacuolen beobachten, doch so selten und in so geringer Zahl, dass mich dieses Factum zu keinem Schluss berechtigt. Immerhin möchte ich mit Rücksicht auf die überzeugenden und in der Hauptsache mit denen von Ranvier[1]) übereinstimmenden Beobachtungen von Biedermann die Möglichkeit zugeben, dass auch im vorliegenden Falle die Vacuolen der Ausdruck einer physiologischen Erscheinung sind; doch kann ich für eine derartige Annahme meine Befunde, die zur Lösung der Frage nicht hinreichen, als nicht genügend beweiskräftig ansehen. Jedenfalls könnten die beschriebenen Schnittbilder normaler Zellen mit einer solchen Auffassung der Secretbildung in Einklang gebracht werden. Wir erfahren durch dieselben zunächst nur Einiges über die Veränderungen, welche die Granula durchmachen, um (mit oder ohne Zwischensubstanz) zum Secrete, resp. zu Vacuolen zu werden. Auch ist in den Befunden an Schnitten nichts enthalten, was an und für sich einem der endlichen Bildung des homogenen Secretes vorangehenden Auftreten von Vacuolen widersprechen würde. Immerhin dürfen wir nicht vergessen, dass wir es dort mit einem unter normalen, hier mit einem unter künstlichen Bedingungen ablaufenden Processe zu thun haben, und dass wir beide, wenn sie auch zu demselben Resultate führen, nicht ohne weiters als nur graduell

une partie. Se chargeant ainsi de mucine, il arrive à l'ouverture de la cellule, c'est à dire à la surface, transformé en mucus.

von einander verschieden betrachten dürfen; es ist ja denkbar, dass die Körnchen in Folge eines abnormalen Reizes sich auf andere Weise in das Secret umwandeln, als unter gewöhnlichen Verhältnissen.

An Zupfpräparaten findet man Zellformen, welche gewissen Zellen, die Heidenhain (23) an der Submaxillaris des Hundes nach maximaler Reizung derselben beobachtete, so auffallend gleichen, dass ich mich behufs ihrer Beschreibung der Worte Heidenhain's bedienen könnte und es theilweise auch thun werde. Es sind dies: Runde Zellen von sehr verschiedener Grösse, in welchen ein Kern nur in undeutlichen Umrissen zu bemerken ist (Fig. 24a), ebensolche Zellen mit zwei ziemlich deutlichen Kernen (b); zweikernige Zellen mit einer deutlich zwischen den Kernen durchgehenden Trennungslinie, also eigentlich zwei Zellen, die übrigens nicht immer dieselbe Grösse haben (c). — Nach Heidenhain entstehen diese Zellen bei der Submaxillaris während der Secretion durch Zellenvermehrung aus den Complexen der Randzellen und werden theils als Speichelkörperchen entleert, theils gehen sie durch Schleimmetamorphose ihres Protoplasmas in Schleimzellen über.

Im vorliegenden Falle sind bezüglich ihrer Bedeutung zwei Annahmen möglich. - Entweder sind sie durch Theilung aus gewöhnlichen Epithelzellen — wahrscheinlich aus denjenigen, welche zwischen den unteren Enden der secernirenden Zellen liegen — entstanden; in diesem Falle dürften sie wohl als Ersatzzellen für die bei der Secretion zu Grunde gegangenen Becherzellen zu betrachten sein, oder sie stammen aus der sehr nahe gelegenen Unterzungendrüse und sind durch Zufall auf die Zungenoberfläche gekommen. Ich bin nicht im Stande, eine Entscheidung zu fällen. Für die erstere Anschauung spricht das regelmässige Vorkommen dieser Zellen an Zupfpräparaten, sowie die an Schnitten stets zu beobachtende vermehrte Anzahl der zwischen den basalen Enden der Becherzellen liegenden, unter gewöhnlichen Verhältnissen meist sehr spärlichen Epithelzellen, gegen sie das scheinbare Fehlen von Theilungsfiguren. — Es ist meine Absicht, darüber weitere Untersuchungen anzustellen.

Einen besseren Ueberblick über die eingetretenen Veränderungen gewinnen wir an Schnitten. Das Object wurde in concentrirter Picrinsäure gehärtet und auf die angegebene Weise

mit Hämatoxylin und Eosin gefärbt. Um bei der Vergleichung der gereizten und ungereizten Zellen den Verdacht auszuschliessen, dass die sich ergebenden Unterschiede etwa auch durch eine Ungleichmässigkeit in der Behandlung bedingt wären, wurde ein Stückchen Zunge eines nicht pilocarpinisirten Thieres gleichzeitig in denselben Gefässen gehärtet und gefärbt und als Vergleichsobject verwendet.

Die Präparate liessen auffallende Abweichungen vom Bilde einer normalen Zelle erkennen. Auf den ersten Blick sieht man, dass die Veränderungen bei den einzelnen Zellen variiren, und man findet meist viele Veränderungsstadien auf einem Schnitte beisammen. Im allgemeinen haben die Becherzellen an Höhe wie an Breite abgenommen; in den interpapillären Räumen liegt häufig eine blau gefärbte Masse, zu welcher aus dem Innern der secernirenden Zellen Fäden hinziehen.

Man findet: cylindrische Zellen, deren Inhalt dem der gewöhnlichen Epithelzellen gleich sieht, somit Protoplasma ist; es wird wie jenes der Epithelzellen durch Eosin gefärbt; der Kern ist gross, meist rund, er erscheint stets mehr oder weniger von der Zellbasis abgerückt, der Nucleolus tritt deutlich hervor; das Zellprotoplasma hat ein längsstreifiges Aussehen (Fig. 25 a) — jenen gleichgestaltete Zellen, deren oberer dem freien Ende zugekehrter Abschnitt wie leer aussieht und ungefärbt ist; er nimmt nicht mehr, häufig weniger, als die Hälfte der Zelle ein und kann auch auf einen schmalen Streifen beschränkt sein. Der untere Abschnitt enthält Protoplasma; dasselbe hat nach oben hin eine concave Begrenzung, indem es an den Wänden der Zelle höher hinaufreicht als in der Mitte. Der obere Abschnitt weist zuweilen eine leicht röthliche Farbe auf; durch oberflächliche Einstellung lässt sich feststellen, dass dieselbe durch die Anwesenheit von Protoplasma bedingt ist, welches in einer dünnen Schicht oder in Fäden an der Innenwand der Zelle hinaufzieht (b); — Zellen, welche man sofort als Becherzellen erkennt. Das Protoplasma erstreckt sich auf einen unteren, verschieden grossen, manchmal mehr als die Hälfte der Zelle umfassenden Abschnitt; der obere Theil ist mit mehr oder weniger deutlich contourirten, blau gefärbten, in einer bläulichen Zwischensubstanz eingebetteten Körnchen erfüllt; nächst dem freien Ende der Zellen sind jene manchmal intensiver gefärbt, confluiren hier und da zu einer

Masse, die als pfropfartiges Gebilde oder in Form von Fäden aus der Zelle herausragen kann; statt aus Körnchen kann der Inhalt des oberen Abschnittes aus einer bläulichen Masse bestehen, die homogen sein oder noch die Spuren einer Granulirung erkennen lassen oder eine netzartige Structur besitzen kann (c); — Becherzellen — grösser als alle vorgenannten Zellen — in welchen das Protoplasma nur die stumpfe oder in einen Fortsatz auslaufende Basis einnimmt; der übrige Zellkörper ist ungefärbt, sieht wie leer aus oder lässt in seinem Innern feine, mattglänzende, ebenfalls ungefärbte, unregelmässig lagernde Fäden erkennen. Der Kern ist kleiner als bei den vorgenannten Zellen, aber grösser als bei den meisten Zellen im normalen Zustande: sie haben ein eigenthümlich deformirtes Aussehen, sind zuweilen wie zerknittert, ihr freies Ende ist zerrissen (d); — Becherzellen, welche — bei sehr kleinem protoplasmatischem Abschnitt — mehr oder weniger intensiv gefärbte Körnchen enthalten; diese können in der Nähe der Zellöffnung gröber sein, zu einer homogenen Masse zusammenfliessen, welche zuweilen ihre granuläre Abkunft erkennen lässt (e); — oder es besteht der Inhalt der Zellen aus einer netzartigen blau gefärbten Masse, die auch in den interpapillären Räumen zu sehen ist; der Kern ist klein und lässt einen Nucleolus nicht oder nur sehr undeutlich erkennen. Auch diese Zellen sind meist deformirt, ihr vorderster Abschnitt scheint manchmal ganz zu fehlen (f, g); — endlich Becherzellen, deren Aussehen sich von dem normalen kaum merklich unterscheidet.

Diese Befunde lehren uns folgendes: Eine grosse Anzahl der Becherzellen haben ihr Secret zum Theil oder ganz entleert; damit im Zusammenhang ist eine Vermehrung ihres Protoplasmas vor sich gegangen, welches schliesslich die ganze Zelle ausfüllen kann; zugleich sind Veränderungen am Kern aufgetreten, wie sie durch Heidenhain für eine grosse Zahl von Drüsenzellen nachgewiesen wurden.

Auch bei seinem Wachsthum behält der protoplasmatische Abschnitt seine nach oben concave Begrenzung bei. Die Vermehrung des Protoplasmas scheint von der Peripherie auszugehen; jedenfalls deuten darauf die Bilder hin, welche an der Innenwand der Theca eine Schicht oder Fäden von Protoplasma erkennen lassen, während man in gleicher Höhe central die Anwesenheit desselben noch nicht constatiren kann. — Ebensowenig

wie unter normalen Verhältnissen konnte ich hier etwas erblicken, was mir die Existenz eines protoplasmatischen Fadenwerks innerhalb der Theca hätte beweisen können. Das Pilocarpin hat nicht bei allen Zellen die gleichen Veränderungen hervorgebracht. Des wahrscheinlichen Zusammenhanges dieser Thatsache damit, dass die Becherzellen in dem Zeitpunkte, als das Gift auf sie einzuwirken begann, sich in verschiedenen Zuständen befanden, wurde bereits Erwähnung gethan. Für diesen Zusammenhang spricht eine an allen Schnitten wiederkehrende Eigenthümlichkeit. Fast alle Becherzellen in den tieferen Theilen der interpapillären Räume sind zu protoplasmatischen Zellen geworden. Jene Zellen befinden sich, wie erwiesen wurde, unter gewöhnlichen Verhältnissen in einem Zustande fortgeschrittener Secretbildung. Dass solche Becherzellen bei einem gleich starken Reize und unter sonst gleichen Umständen eher eine protoplasmatische Regeneration erfahren werden, als diejenigen, welche sich in einem jüngeren Entwickelungszustande befinden, ist wohl a priori anzunehmen; dass dieses der Fall ist, beweisen unsere Befunde. — Der Secretionsprocess scheint häufig rascher vor sich zu gehen, als das Wachsthum des Protoplasmas; dafür sprechen die halb protoplasmatischen halb leeren, sowie die anscheinend secretleeren Zellen mit sehr kleinem protoplasmatischen Abschnitt. Die Umwandlung der Körnchen zum Secret scheint sich bei künstlich erzeugter Reizung auf eine ähnliche Weise zu vollziehen, wie unter gewöhnlichen Verhältnissen; dafür sprechen das häufige Confluiren der Körnchen nächst dem Lumen, das Auftreten von pfropfartigen Bildungen und netzartigen Massen. Jedenfalls wird in beiden Fällen das Secret in Form von homogenen oder schwach granulirten kugelförmigen Gebilden ausgeschieden, wie die Untersuchung der Zellen im frischen Zustande gelehrt hat.

Zweifellos läuft der Secretionsprocess unter dem durch die Pilocarpinvergiftung gesetzten Reiz sehr vehement und rasch ab; ich glaube darauf die Formveränderungen und das eigenthümlich destruirte Aussehen vieler Becherzellen zurückführen zu können. Biedermann ist im Wesentlichen derselben Ansicht. Nach ihm kommt es, wenn durch Reizung der Drüsennerven oder durch Pilocarpinvergiftung die Thätigkeit der Zellen über die Norm gesteigert wird, sehr häufig zu einer förmlichen Sprengung und

Auflösung desselben, indem der schleimige Inhalt rasch hervortritt.

So deformirt auch die Zellen sein mochten, niemals machte es den Eindruck, als ob sie sich aus ihrem gegenseitigem sowie aus ihrem Verbande mit der Cutis lösten. Dieser Umstand sowie die Thatsache, dass die Becherzellen einen protoplasmatischen Zustand anzunehmen im Stande sind, beweist, dass die Secretion an und für sich den Untergang der Zellen nicht herbeiführt. Von einer Zerstörung dieser durch jene kann nur in dem Sinne die Rede sein, dass Becherzellen, welche in Folge ihrer geringen Lebensfähigkeit einer energischeren physiologischen Function nicht mehr genügen können, bei der Secretion zu Grunde gehen.

Obwohl kein directer Beweis vorliegt, dass sich aus dem Protoplasma der regenerirten Becherzelle wieder Secretstoffe entwickeln und jene somit wieder zu ihrem ursprünglichen Zustande zurückkehrt, erscheint eine solche Annahme schon a priori kaum als zweifelhaft.

Die Vorgänge in den Becherzellen sind somit cyclische. Nehmen wir die Herkunft der Becherzellen von Epithelzellen an, so würde sich aus einer solchen durch schleimige Metamorphose des Protoplasmas eine Becherzelle entwickeln, diese nach Abgabe ihres Secrets durch Wachsthum des in ihr noch befindlichen unveränderten Protoplasmas zu einer Zelle werden, welche in allen Stücken einer Epithelzelle gleicht, und aus dieser würde durch mucinoide Umwandlung wieder eine Becherzelle entstehen. Es geht natürlicherweise nicht an, anzunehmen, dass die Becherzellen stets ihr ganzes Secret entleert haben, ehe eine protoplasmatische Regeneration eintritt; es dürften vielmehr der Secretionsprocess und die Regeneration Hand in Hand gehen, wenn auch jene häufig einen rascheren Verlauf nimmt. — Wie oft sich nun dieser Turnus vollzieht, ehe die Zelle zu Grunde geht, muss dahingestellt bleiben. — Es muss bemerkt werden, dass im geschichteten Epithel viele Becherzellen die Veränderungen nur in einem geringen Grade zeigen; es lässt sich diese Erscheinung aus dem Umstande erklären, dass die meisten der dort befindlichen Zellen mit ihrem unteren Ende nicht bis zur Cutis reichen, und dass in Folge dessen das Gift, welches doch wohl

nur durch die Gefässe weiter befördert wird, nicht in genügender Quantität zu ihnen dringen kann.

Fast regelmässig trifft man zwischen den basalen Enden der Becherzellen oder zwischen diesen und der Cutis runde Kerne, welche rundlichen Zellen anzugehören scheinen: oft glaubt man, eine zusammengeflossene Schicht kernführenden Protoplasmas vor sich zu haben. Wahrscheinlich handelt es sich hier um eine — offenbar durch den Reiz bedingte — Zellvermehrung, die von den zwischen den basalen Enden der Becherzellen liegenden Epithelzellen ausgegangen sein dürfte. Vielleicht finden wir hier jene runden Zellen wieder, die wir an Zupfpräparaten angetroffen haben.

Die Ansicht, dass die Becherzellen nach Entleerung ihres schleimigen Inhaltes zu Grunde gehen, hat nur wenige Vertreter aufzuweisen.

Knauff sagt in der bereits citirten Arbeit (32), dass die Schleimmetamorphose der Flimmerzellen, welche in der Regel unter der Becherbildung vor sich geht, mit der nachfolgenden Abstossung derselben die Schleimsecretion selbst ist. „Man kann", deducirt er, „also auch nicht in der Becherzelle eine elementare Drüse sehen; ein einzelliges Gebilde, dessen Existenz mit dem Secretionsvorgange seinen Abschluss findet, verdient diesen Namen ebensowenig, als das Epithel der Samenkanälchen oder der Talgdrüsen."

Fries (18) ist der Meinung, dass die Becherzellen nach dem Entleeren des Inhaltes zu Grunde gehen. — Im J. 1868 erschienen die Untersuchungen Heidenhains über die Speichelabsonderung, in welcher dieser Forscher den Standpunkt vertritt, dass die Schleimzellen der Unterkieferdrüse mit der Secretion ihren Untergang finden. Er hebt ferner hervor, „dass auch die Becherzellen der Häute nichts als Zellen mit schleimig metamorphosirtem Protoplasma sind und auf ganz derselben Linie mit den Schleimzellen der Drüsen stehen . . . ." Nach seinen Beobachtungen stimmen die Becherzellen der Haut von Fischen mit den Schleimzellen der Drüsen in allen wesentlichen Punkten überein. Die Becherzellen seien geradeso transitorischer Natur, wie etwa die Epithelzellen der Talgdrüsen. Später misst Heidenhain, wie aus seiner Physiologie der Absonderungsvorgänge (24) hervorgeht, den Schleimdrüsenzellen eine grössere Persistenz bei. Nach Eimer (15) gehen die Becherzellen zu Grunde, „nachdem

sie ihren Inhalt entleert, nachdem sie damit ihre Aufgabe, als einzellige Drüssen zu wirken, erfüllt haben".

Die Mehrzahl der neueren Beobachtungen stimmen wohl darin überein, dass die Secretion nicht den Untergang der Becherzellen herbeiführt, dass sie vielmehr im Stande sind, den Secretionsact öfter zu wiederholen.

Hebold (22) spricht sich ziemlich bestimmt für eine mehrmalige Secretion der Becherzellen aus: „Abgesehen davon, dass es ja nicht einmal ausgemacht ist, ob die Becherzelle sich auf einmal ganz entleert, und immerhin die Möglichkeit besteht, dass das Entleerte auf dem Wege des unbekannten Secretmechanismus ersetzt werden könne, so spricht doch schon die Wahrscheinlichkeit für ein gerade nicht ephemeres Dasein dieser Zellen. Soviel ist sicher, die Becherzellen werden als Ganzes zugleich mit ihrem Inhalt nicht ausgestossen." — Kölliker (34) hält es für denkbar, dass die Becherzellen, nachdem sie ihren Inhalt abgegeben, wieder Protoplasma bilden und aus diesem Schleim erzeugen. — List (46) betont, dass die Becherzellen mehrmals zu secerniren im Stande sind. Die Abstossung der Becherzellen steht nach ihm einzig und allein mit der Regeneration des Epithels im Zusammenhang. — Aus der von Merk (50) gegebenen Darstellung des Secretionsprocesses bei den Becherzellen aus der Oberhaut der Forellenembryonen geht hervor, dass der Verfasser nichts finden konnte, was auf den Untergang der Becherzellen bei der Schleimabsonderung schliesen liesse[1]).

Klose scheint der erste gewesen zu sein, welcher bei den Becherzellen eine protoplasmatische Regeneration direct nachwies; nach ihm haben Patzelt, Schiefferdecker und Paneth eine solche beobachtet, während sich andere Forscher, wie z. B. List, gegen dieselbe aussprechen. — Auch bezüglich der Frage, ob in der Theca der Becherzellen intra vitam ein Netzwerk

---

1) Anschliessend möchte ich hier bemerken, dass ich einen Secretionsvorgang, wie ihn Merk unter dem Namen des „Körnchenplatzens" beschreibt, oder eine jenem Vorgange analoge Erscheinung niemals beobachten konnte; bei meinen Objecten konnte ich wie F. E. Schulze nur eine Pfropfausstossung bemerken und muss daher annehmen, dass die Pfröpfe erst nach ihrer Ausstossung aus der Zelle sich in flüssiges Secret umwandeln.

existirt, und als was dasselbe aufzufassen sei, weichen die Ansichten der Autoren von einander ab.

Klose (31) gibt an, dass nach, durch Injection von Pilocarpin hervorgerufener, lebhafter Absonderung der Darmschleimhaut die Becherzellen in den Dickdarm- und Dünndarmdrüsen sowie der Oberfläche des Darmepithels verschwinden. „Statt ihrer[1]) ist der Schlauch von schmalen längsstreifigen, stark färbbaren Zellen mit runden oder ovalen Kernen ausgekleidet, vollkommen ähnlich den Zellformen, welche die typische Auskleidung der Darmdrüsen bilden . . . . . Die Schleimzellen haben ihr Mucin entleert, gleichzeitig hat Zunahme ihres Protoplasmas und die für alle Drüsenzellen bei starker Thätigkeit typische Veränderungen ihres Kernes stattgefunden. — Bei geringgradiger Absonderung sind die Veränderungen nicht soweit vorgeschritten, sodass man alle Uebergänge von dem Typus der gewöhnlichen Becherzellen zu dem Typus der oben beschriebenen, vollständig veränderten Zellen vorfindet."

Patzelt (53) gewinnt bei seinen Untersuchungen über die Embryonalentwickelung der Dickdarmschleimhaut die Anschauung, dass sich das Protoplasma der Becherzellen nach Entleerung ihres schleimigen Inhaltes allmählich regenerirt und der Process der Becherzellenbildung auf's neue beginnt; es ist nicht zu eruiren, wie oft sich dieser Wechsel schleimiger Umwandlung und Regeneration wiederholt.

Schiefferdecker (57) beobachtete an den Becherzellen der Krötenblasse nach Färbung mit Eosin und Anilingrün Unterschiede, die er für den Ausdruck von Thätigkeitszuständen ansieht. Als Anfangsstadium erscheint ihm eine protoplasmatische, körnige, sich mit Eosin rosa färbende Zelle, der Kern ist gross und zeigt Kernkörperchen. Die nächste Veränderung besteht in dem Auftreten von dunkeln Pünktchen, wobei der Kern an die Wand rückt und platter wird. Im nächsten Stadium treten neben den bisherigen feinen, dunkeln Pünktchen gröbere auf, welche zerstreut in der Zelle liegen und dunkler aussehen. Die dunkeln Punkte mehren sich, und es treten zuerst einzelne Maschen eines Netz-

1) Folgende Darstellung ist Heidenhain's Physiologie der Absonderungsvorgänge entnommen (24).

werks auf, das ebenso dunkel gefärbt ist wie die dunkeln Punkte. Der Kern ist ganz platt geworden. Das Netzwerk wird nun immer dichter, zwischen den Maschen liegt nun eine ganz blass rosa gefärbte Substanz; in den Maschen sieht man noch dunkle Pünktchen. Der Kern liegt platt an der Wand. Das Netzwerk wird in einem Theile dann in der ganzen Zelle ein grobmaschiges. Endlich löst sich das Netzwerk wieder auf, an seine Stelle treten wieder mässig dunkle Pünktchen, der Kern wird wieder breiter. Dieses Stadium bildet den Uebergang zum Anfangsstadium der Zelle.

Diese Bilder deutet Schiefferdecker auf folgende Weise: „Wir finden in dem Blasenmittel von Frosch und Kröte zerstreut eine Anzahl grobkörniger, protoplasmatischer Zellen. In diesen wird wahrscheinlich ein Netzwerk vorhanden sein, denn nach unseren jetzigen Kenntnissen ist ja anzunehmen, dass eine jede Zelle eine derartige Structur besitzt, und die grobe Körnung findet hierdurch vielleicht ihre Erklärung. Nun, jedenfalls färbt sich dieses Netzwerk mit Eosin, mit Anilingrün aber nicht. Es tritt nun in der Zelle die Umänderung ein, dass eine Substanz in ihr sich bildet, vielleicht als eine Modification des alten Netzwerkes, welche sich mit Anilingrün färbt. Diese Substanz nimmt an Masse immer zu, bis sie schliesslich die ganze Zelle als Netzwerk durchzieht. Es wäre ja sehr wohl möglich, dass auf diesem Gipfel der Veränderung nun endlich das ganze alte Netzwerk in die neue Modification übergegangen ist, doch lässt sich darüber nichts Sicheres aussagen. Während diese Veränderungen vor sich gehen, wandelt sich auch der Inhalt der Netzmaschen um, die intrareticuläre Substanz. Dieselbe erscheint heller, mehr flüssig, und die intensiv rosa Färbung macht einer leicht rosabläulichen Platz. Der Kern verändert seine Lage, seine Form und seine Färbung. Seine Lageveränderung lässt darauf schliessen, dass bei den erst beschriebenen Veränderungen in der Zelle ein Stoff sich bildet, welcher mehr Platz einnimmt als der früher vorhandene, wodurch der Kern dann an die Wand und platt gedrückt wird. Die Aenderung der Färbung lässt annehmen, dass auch der Kern chemisch sich verändert. Wir müssen diese Umwandlung der rothen, protoplasmatischen Zelle als den Ausdruck ihrer Thätigkeit auffassen. Die Stoffe, welche bei dieser Umwandlung gebildet werden, als das Secret der Zelle.“ Ferner sagt er:

„Will man hierbei einen thätigen and einen unthätigen Zustand unterscheiden, so muss man als den ersten wohl den betrachten, in welchen sich die Zelle umwandelt, und als den Gipfelpunkt der Thätigkeit also den, in welchem diese Umwandlung am meisten vorgeschritten ist, in welchem die Zelle von jenem dunkeln Netzwerk ganz erfüllt ist; als Zustand der Ruhe würde dementsprechend die protoplasmatische Zellform aufzufassen sein, doch sind die Ausdrücke Ruhe und Thätigkeit hierbei wohl überhaupt nicht recht passend, da die Zelle de facto wahrscheinlich niemals ruhen, sondern immer in irgend welcher Veränderung sich befinden wird; und es dürfte daher wohl richtiger sein, von einem „secretleeren" und einem „secretgefüllten" Zustande zu reden."

Es gleichen somit, wie aus dem Angeführten zu ersehen ist, die Beobachtungen Schiefferdecker's den meinen in vielen Punkten, wenn wir auch in der Deutung derselben von einander abweichen. Schiefferdecker misst meiner Ansicht nach dem sich in den Becherzellen bildenden Netzwerke (welches er intra vitam nicht beobachten konnte), insoferne zu viel Bedeutung bei, als er den Werth desselben als Structureigenthümlichkeit demjenigen des in der protoplasmatischen Zelle befindlichen Netzwerkes gleich stellt, aus welchem er es sich auch entwickeln lässt. Ich bin, wie gesagt, der Meinung, dass es aus dem entweder intra vitam oder in Folge der Reagenswirkung zerfliessenden Körnchen entstanden ist — (deren Auftreten ja auch Schiefferdecker als für ein gewisses Stadium characteristisch ansieht) — so dass man ihm einen eigentlichen Structurwerth nicht beimessen kann. Im übrigen stimmen so viele Details in unseren Befunden mit einander überein, lassen sich mehrere seiner Folgerungen, wie: dass in dem von ihm als Thätigkeit angesprochenen Zustande der Becherzelle sich in ihr ein Netzwerk und eine sich schwächer färbende Substanz in den Maschen desselben bilde; dass das Netzwerk sowohl wie der Vascheninhalt auf dem Gipfel der Ausbildung des ersteren, einem Stadium, das wohl auch dem Gipfel der Zellthätigkeit entspricht, durch einen Porus austrete; dass die Menge des Mucins in einem Secrete proportional der Ausbildung des Reticulums sei — so ungezwungen auf die von mit vertretene Ansicht zurückführen, dass ich mich verleitet fühle, seine Befunde auf meine Art zu deuten.

Anknüpfend an das Bedenken Schiefferdecker's bezüglich der Anwendung der Ausdrücke Ruhe und Thätigkeit auf die Functionszustände der Drüsenzelle möchte ich erwähnen, dass, wenn auch das Argument Schiefferdecker's, dass die Zelle de facto niemals ruhen, sondern immer in irgend welcher Veränderung sich befinden wird, vollkommen zutrifft — (es gilt dies ja für jede lebende Zelle) — die Beibehaltung der obigen Ausdrücke dennoch ihr Gutes hat. Ich möchte mit dem Ausdrucke „Thätigkeit" diejenige Function der Drüsenzelle bezeichnen, welche ihrer endgiltigen, für den Organismus, in dessen Diensten sie steht, wichtigsten Aufgabe entspricht, also der Ausscheidung von dem Organismus nützlichen oder für denselben unbrauchbar gewordenen Stoffen. Auf dieselbe Weise möchte ich auch den Ausdruck „Secretion" gebrauchen. Die Anwendung des Ausdruckes „Ruhezustand" ergibt sich dann von selbst (in ihm könnten wir dann — wenn sich eine weitere Specialisirung als zweckmässig erweisen sollte — einen protoplasmatischen und einen Zustand der Secretbildung unterscheiden). Auf diese Art würde zugleich durch passende Bezeichnungen diejenige Function, welche als Thätigkeit wahrnehmbar ist, von allen anderen Functionen unterschieden werden, welche den Eindruck einer Bewegung nicht hervorrufen, den Zustand der Ruhe vortäuschen und somit als „Ruhezustand" bezeichnet werden. Merk wendet sich gegen die Ausdrücke Schiefferdecker's „secretleer" und secreterfüllt", da es keine secretleeren und secreterfüllten Becherzellen gibt, „sondern die Zellen sind immer gefüllt, wenn auch nicht mit Secret, so doch mit einer Masse, die sich unter lebhafter Bewegung der Bestandtheile in das Secret, den Schleim umwandelt." Das mag wohl, nach den Untersuchungeb Merk's für die Becherzellen in der Oberhaut der Forellenembryonen vollkommen zutreffen. Dass die Becherzellen niemals „leer" sind, ist wohl nicht zu bezweifeln; doch kann man deswegen den protoplasmatischen Zustand als einen secretleeren bezeichnen, da Protoplasma, oder — besser gesagt — diejenige Substanz, die wir mit dem Namen Protoplasma schlechweg bezeichnen, kein Secret ist.

Nach den Untersuchungen Paneth's (51) verwandelt sich jede Epithelzelle des Darms von Zeit zu Zeit in eine Becherzelle, und diese würde, nachdem sie ihr Secret entleert hat, wieder zu

einer Epithelzelle werden, und zwar auf dem Wege der „schmalen Zellen", die Paneth als Reste von Becherzeller ansieht. „Diese Zellen haben ein Protoplasma, welches sich von demjenigen der anderen Epithelzellen unterscheidet, wie das der Becherzellen; sie sind schmal; ihr Kern zeigt alle Uebergänge zwischen der Beschaffenheit des Kerns der Epithelzellen und derjenigen der Becherzellen." Im Hinblick auf diese Eigenschaften der „schmalen Zellen" glaube ich, dass Paneth hier in protoplasmatischer Regeneration begriffene Becherzellen gesehen hat. — Nach seinen Beobachtungen am Darm des Triton gelangt er zu der Ansicht, dass in den Becherzellen pari passu mit dem Auftreten des Secrets das Protoplasma zu Grunde geht, anders ausgedrückt, dass sich das Protoplasma in Secret verwandelt und dass zwischen den Secrettröpfchen irgend etwas liegt, vielleicht eine an organischen Substanzen sehr arme Flüssigkeit — aber kein Protoplasma. Für das von ihm untersuchte Object vertritt er die Ansicht, „dass das Gerüst in der Theca — die Filarmasse, fibrilläre Substanz derselben — aus den zerflossenen Körnchen hervorgegangen ist. Dieses Zerfliessen der Körnchen mag schon intra vitam vorkommen . . . . . . oder es geschieht unter dem Einflusse des Reagens".

Nach Klein (29, 30) entstehen die Becherzellen der Darmschleimhaut dadurch, dass sich die interfibrilläre Substanz der Epithelzellen in Mucin verwandelt und durch Quellung die Zellen zur Annahme der Becherform zwingt. Der Inhalt besteht daher nach Klein aus einem Netzwerk (entsprechend der Filarmasse Flemming's resp. dem Protoplasma Kupffer's, Spongioplasma Leydig's) und aus einer schleimigen homogenen Substanz (welche durch Umwandlung der Interfilarmasse (Flemming) resp. Paraplasma (Kupffer), Hyaloplasma (Leydig) entstanden ist). Klein hat — wie es scheint — das Netzwerk der Becherzellen nur nach Behandlung derselben mit Reagentien erhalten, es an Zellen im frischen Zustande aber niemals gesehen; auch scheint er den körnigen Zustand dieser, der ja gerade an den Becherzellen des Darmes von vielen Autoren beobachtet wurde, nicht gekannt zu haben.

List (46) hat Becherzellen verschiedenster Provenienz untersucht. Nach ihm besteht bei allen der Inhalt aus einer in Form

eines Gerüstwerkes die Theca durchziehenden, Farbstoffe sehr begierig aufnehmenden Substanz, Filarmasse, und aus einer zwischen den Maschen letzterer befindlichen, anscheinend homogenen, Farbstoffe nur in sehr geringem Maasse aufnehmenden Substanz, Interfilarmasse. Die Stränge der Filarmasse variiren bezüglich ihrer Form, Länge und Dicke mannigfach; die einzelnen Maschen erscheinen als polygonale Felder, deren Ecken durch knotenartige Verdickungen markirt sind. — List spricht sich ganz entschieden gegen Schiefferdecker's Annahme eines protoplasmatischen beziehungsweise unthätigen, secretleeren Zustandes aus. — Die Secretion beruht nach List auf einer Art Quellungsprocess, der vorwiegend die Interfilarmasse ergreift. Schon beim Beginn der Secretion kann man eine bestimmte Orientirung der Maschen bemerken, indem dieselben mit ihrem Längsdurchmesser gegen das Stoma convergiren. Die Stränge der Filarmasse erscheinen an dem oberen Theile der Thecawand als scheinbar dichte und compacte Massen, indem sich auch die Interfilarmasse daselbst stärker tingirt. Es wird zunächst ein Theil des Zellinhaltes (Filar- und Interfilarmasse) ausgestossen und lagert nun als pfropfartige Masse über dem Stoma, zum Theil auch die benachbarten Epithelzellen überdeckend; oder es können auch die Stränge selbst bei dem Stoma herausragen. — List's und meine Befunde an Schnitten stimmen somit in vielen Punkten überein, wenn auch die Deutung derselben in Rücksicht auf unsere differente Auffassung der „Filarmasse“ verschieden ist.

Stöhr (59) sagt in seiner Arbeit über Schleimdrüsen unter anderem: „Bekanntlich besteht die Zellsubstanz (das Protoplasma der älteren Autoren) aus einem feinen Fadenwerke, der Filarmasse, und einer zwischen dieser befindlichen Substanz, der Interfilarmasse . . . . . Die Secretbildung geht bei vielen Drüsenzellen, besonders bei den Schleimdrüsenzellen, in der Weise vor sich, dass viele Vacuolen entstehen, welche mit einer schleimwerdenden (mucigenen) oder schon schleimigen (mucösen) Flüssigkeit gefüllt sind. Durch diese Vacuolen wird die Zellsubstanz, indem sie den Raum zwischen den Vacuolen ausfüllt, gezwungen, die Form eines Netzes anzunehmen. Man könnte sich nun beim ersten Anblick versucht fühlen, das Netzwerk mit der Filarmasse, die in den Maschen befindliche Substanz mit der Interfilarmasse zu

identificiren, ein bedenklicher Fehler: denn jeder Strang des Netzwerkes ist ja Zellsubstanz, d. h. er besteht aus Filarmasse und Interfilarmasse.

In diesen Irrthum ist nun in der That Klein und neuerdings auch List gerathen. Letzterer nennt gerade zu etc."

Es hat nun weder Stöhr noch sonst jemand nachgewiesen, woher die Vacuolen bei der Schleimbildung stammen, ob sie der Filarmasse, der Interfilarmasse, beiden oder irgend einer anderen Substanz inner- oder ausserhalb der Zelle ihren Ursprung verdanken. Somit ist est wohl nicht gerechtfertigt, wenn Stöhr[1]) es als einen bedenklichen Fehler bezeichnet, dass Jemand ein in den Becherzellen befindliches Netzwerk mit der Filarmasse, die in dessen Maschen befindliche Substanz mit der Interfilarmasse identificirt. Nun thut dies List nicht einmal, was er in seiner Entgegnung auf den Angriff Stöhr's auch mit vollem Recht bemerkt (48). Ich habe die Arbeiten List's aufmerksam gelesen, ehe ich die betreffende Arbeit Stöhr's kannte und kam zur Ueberzeugung, dass List niemals auch im entferntesten an die ihm vindicirte Identificirung gedacht, sondern unter der Filar- und Interfilarmasse den von ihm untersuchten Drüsenzellen zukommende, aus der umgewandelten Zellsubstanz hervorgegangene Structureigenthümlichkeiten verstanden hat, wenn er ihnen auch — allerdings unvorsichtiger Weise — die Namen, die von Flemming bereits für die Bestandtheile der Zellsubstanz in Anwendung gebracht wurden, beigelegt hat.

Biedermann (5) gibt an, in frischen Becherzellen der Zungenschleimhaut des Frosches zwischen den in ihnen befindlichen Vacuolen, wenn dieselben sehr dicht standen und fast den ganzen Innenraum der Theca ausfüllten, ein feines protoplasmatisches Netzwerk gesehen zu haben.

Leydig (42) sagt, dass der obere Theil der Becherzelle, welchen der Secretraum einnimmt, von einem Maschenwerk durchzogen wird, lässt sich jedoch nicht weiter auf dasselbe ein.

Holl (27) hat an den Körner- und Becherzellen aus der Mundhöhle von Rana temporaria nach Behandlung mit Osmium-

1) Stöhr beruft sich hierbei auf Flemming (17), der es aber selbst dahin gestellt sein lässt, ob das Netzwerk der Becherzellen aus Filarmasse oder aus dieser und Interfilarmasse besteht (l. c. p. 66).

säure ein feines Fadengerüst (Filarmasse) gesehen, welches an den Körnerzellen nur dann erkenntlich war, wenn die Körnchen (Interfilarmasse) ganz oder theilweise entleert waren. Bei den Becherzellen ist die Filarmasse homogen.

Nach Drasch (9, 10) besitzen die Becherzellen des Trachealepithels ein ausgeprägtes Netzwerk (nach Isolation in Müll. Flüss.). Dasselbe ist bald grobmaschig, bald feinmaschig und nimmt sehr begierig Farbstoffe auf. An den Becherzellen der Haut von Amphibien und Fischen konnte Drasch weder im frischen Zustande noch nach Zusatz von Essig oder Chromsäure ein Netzwerk erblicken; bei Anwendung von Färbemitteln erzielt man nur eine diffuse Färbung; im frischen Zustande erscheint ihr Inneres wie homogen.

Nach den Untersuchungen von Merk (50) ist in den Becherzellen in der Oberhaut der Forellenembryonen ein präexistentes Fadennetz unerweislich. Die „Filarmasse" ist ein Kunstproduct, entstanden durch Einwirkung von Reagentien [1]).

Nach Abschluss vorliegender Untersuchungen gelangte ich zur Kenntniss zweier Arbeiten, auf deren Resultate ich hier noch kurz eingeben möchte.

Die eine, von Langley (36), beschäftigt sich hauptsächlich mit dem Wesen und der Aufgabe der Granula der Schleimdrüsenzellen. Langley kommt zunächst zu dem Schluss, dass den Granulis bei der Schleimbereitung eine wesentliche Rolle zufällt. Er untersucht ferner die Granula bezüglich ihres Verhaltens gegenüber Reagentien: Bezüglich der Ergebnisse wäre als characteristisch hervorzuheben, dass auch nicht in einem einzigen Falle Netzwerk und Granula an ein und demselben Präparate zugleich beobachtet werden konnten. — An der Haut des Regenwurmes beobachtete Langley transparente Becherzellen und Zellen, welche distincte Granula von verschiedener, aber im allgemeinen ziemlich bedeutender Grösse enthielten. Die grösseren dieser Zellen

1) Dass übrigens die fibrilläre Structur der Zellsubstanz, welche geradezu Mode geworden ist, in neuerer Zeit durchaus nicht unangefochten dasteht, dass man vielmehr beginnt als activen Elementarbestandtheil der Zelle das Granulum in's Auge zu fassen, zeigen die Untersuchungen von Altmann (1).

waren in ihrer Gestalt den Becherzellen sehr ähnlich. Langley ist der Meinung, dass die Becherzellen aus diesen granulären Zellen entstehen. Wird das Thier gereizt, tritt an der Oberhaut heftige Schleimabsonderung ein; an gehärteten Präparaten von ausgiebig gereizten Thieren sind Becherzellen und granuläre Zellen in viel geringerer Zahl zu sehen. Langley gelangt zu der Annahme, dass die Granula behufs Schleimbildung ausgeschieden würden, und dass die Becherzellen die mehr oder weniger erschöpften granulären Zellen darstellen, wenn er auch, wie er selbst sagt, dafür keinen sicheren Beweis erbringen kann. Er giebt an, dass die Granula durch Osmiumsäure und nach Miss Greenwood's Aussage (überraschender Weise!) durch alle (!) Reagentien erhalten werden[1]).

---

1) In the epidermis of the worm, both transparent goblet cells containing discrete granules of varying but generally large size are present, ... the larger granular cells are in shape like the goblet cells. . . Apparently Granular cells give rise to goblet cells. When a worm is stimulated with interrupted shocks, it rapidly secretes a mucous substance. If a worm — or portion of a worm — be thus stimulated at intervals during an hour or two, until little or no secretion is obtained, and the be hardened it will be seen that both goblet cells and granular cells are much fewer in number, from the above mentioned facts it seems to me probable that the granules are turned out to form the mucous substance and that the goblet cells are the more or less emptied granular cells but I have not been able to obtain completely satisfactory proof of this. . . . . They are readily preserved by osmic acid — and as Miss Greenwood has pointed out to me — by nearly all hardening agents.

2) I have made a few observations upon mucous cells in many other positions and it appears to me that no common acount is possible for them all. I am inclined to think that the most general description applicable to them is, that originally protoplasmatic cells containing small proteid granules form spheres of mucous substance, these may occupy nearly the whole of the cell or leave free a basal portion. . . . In some cases the mucous spheres increase at the expense of the finely granular protoplasm and run together, so that the protoplasm is then present as a network running through the man of mucin. The amount of protoplasm left as a network varies in different cases and it may be nearly, and possible entirely, absent from the luminar portion of the cells. In other cases the spheres increase at the expense of the cell substance, without running together, so that they are separated from one another for the most part by fluid and not by cell substance.

Langley gelangt zu der Ansicht, dass bezüglich des histologischen und physiologischen Verhaltens der Schleimdrüsenzellen eine allgemein gültige Regel nicht aufgestellt werden könne; von den Sätzen, welche er auf alle Schleimzellen am ehesten noch für anwendbar hält, führe ich folgende an: In der ursprünglich protoplasmatischen Zelle bilden sich Vacuolen von Schleimsubstanz, welche fast den ganzen Zellraum einnehmen oder eine basale Partie freilassen. In manchen Fällen wachsen die Schleimvacuolen auf Unkosten des fein granulirten Protoplasma und fliessen zusammen, so dass das Protoplasma als ein Netzwerk gegenwärtig ist, welches sich durch die Schleimmasse ausbreitet. Der als Netzwerk zurückgebliebene Betrag von Protoplasma variirt in den verschiedenen Fällen und kann fast ganz und möglicher Weise gänzlich in dem luminaren Theil (Secretraum) der Zellen fehlen. In anderen Fällen wachsen die Vacuolen auf Kosten der Zellsubstanz ohne zusammenzufliessen, so dass sie grösstentheils durch Flüssigkeit und nicht durch Zellsubstanz von einander getrennt werden.

Die zweite Arbeit gehört eigentlich nicht hierher. Der Umstand, dass sie offenbar zur Belehrung aller derjenigen geschrieben ist, welche noch Drüsenzellen untersuchen wollen, möge eine kurze Erörterung rechtfertigen.

In einem Aufsatze über den Mechanismus der Secretion kann van Gehuchten (20) in einer ziemlich bombastischen Einleitung zunächst nicht oft genug betonen, dass trotz der zahlreichen Untersuchungen über Drüsenzellen, trotz der vielen Arbeiten — besonders der neueren — über die innersten Vorgänge in Drüsenzellen während der Secretion unsere Kenntnisse über den Mechanismus des Secretion sehr unvollständig sind. Bezüglich vieler Fragen herrschen noch die divergentesten Ansichten (les divergences d'opinions les plus complètes): Kann eine Drüsenzelle mehrmals secerniren ohne zu Grunde zu gehen oder ist mit der Secretion der Untergang der Zelle nothwendig verbunden? Nimmt der Kern thätigen Antheil an der Secretion oder nicht? Dringt das Secret auf osmotischem Wege (!) durch die Zellmembran oder wird die Zelle zum Theil zerstört, um dem Secret seinen Weg nach Aussen zu verschaffen? Wie werden die Zellen, wenn sie nach mehrmaliger Secretion zu Grunde gehen, ersetzt und woher kommen die Ersatzzellen? — — Aber

der Grund dieser schauderhaften Unwissenheit liegt ja auf der Hand! Man hat es eben nicht verstanden, für die Erforschung dieser Dinge die richtigen Objecte zu wählen! Die Speicheldrüsen der Säugethiere sind zu compliciert, die einzelligen Schleimdrüsen und die Becherzellen sind zu klein![1]). Dieses für das Studium der betreffenden Fragen durchaus geeignete Object (cet objet tout particulier d'étude) glaubt nun van Gehuchten gefunden zu haben in der epithelialen Bekleidung des Mitteldarmes der Larve von Ptychoptera contaminata. Was ist nun eine der hauptsächlichsten Eigenschaften dieses Objectes? Lassen wir den Autor selbst sprechen: „Les cellules épitheliales du mediintestin de notre larve ne nous permettent pas d'étudier les divers phénomènes du processus et leur succession régulière directement sur le vivant. Pour résoudre la question nous devons comparer entre eux tous les stades de la sécrétion, que l'on trouve dans les coupes microtomiques et tacher de reconstituer avec eux la marche régulière du phénomène." Das heisst auf Deutsch: man sieht am frischen Gewebe gar nichts, denn wenn van Gehuchten etwas gesehen hätte, so hätte er es gewiss angegeben; von Beobachtungen am überlebenden Objecte thut der Autor aber auch nicht mit einem Worte Erwähnung. Van Gehuchten scheint nicht zu wissen, dass die Drüsenzellen, insbesondere die Schleimzellen von den meisten Härtungsmitteln verändert werden; er hätte es wenigstens aus mehreren neueren Arbeiten, z. B. denen von Merk, Biedermann, Langley, Paneth und anderen ersehen können, wenn er in den neuen Arbeiten auch sonst nichts findet, was für die Erforschung der physiologischen Processe bei Drüsen von Bedeutung wäre. Van Gehuchten hätte ferner wissen können, dass fast alle neueren Verfasser von Arbeiten über Histologie und Physiologie von Drüsenzellen die Befunde an Schnitten mit den Beobachtungen am lebenden Objecte vergleichen, um sich vor Täuschungen zu bewahren. Wenn nun die Larve von Ptychoptera contaminata, wie es scheint, ein derartiges Verfahren nicht gestattet, so ist sie für das Studium des Secretionsmechanismus jedenfalls ein recht schlechtes

1) ... les auteurs se sont adressés à des organes aussi complexes que le sont les glandes salivairs des mammifères ou à des éléments petits . . . . . comme les glandes mucipares unicellulaires ou cellules caliciformes.

Object. Für die Schlüsse, zu denen van Gehuchten gelangt, sind seine Befunde nicht beweisend, abgesehen davon, dass jene zum Theil längst Bekanntes, an anderen Objecten besser Erwiesenes wiederholen, und wir haben alle Ursache, recht froh zu sein, dass andere Beobachter ihre Untersuchungen an den Speicheldrüsen der Säugethiere und an den einzelligen Schleimdrüsen angestellt haben.

Der Name „Becherzelle" stammt bekanntlich von F. E. Schulze. Er bezeichnet damit Zellen „mit einer bauchig aufgetriebenen, oben verengten, mit einer runden Mündung versehenen und mit mehr oder minder heller, zähflüssiger Masse erfüllten Theca und einem unteren, körniges Protoplasma mit einem bläschenförmigen Kerne enthaltenden Fusstheile" (64). Der Name ist von Schulze jedenfalls sehr passend gewählt, indem er ein leicht erkennbares, fast allgemein vorkommendes und sonst keine weitere histologische Structur präjudicirendes Merkmal als Ausgangspunkt für die Nomenclatur benützte. Doch macht man allgemein — wie ich glaube — den Begriff der Becherzelle zu sehr von ihrer Gestalt abhängig, indem die Becherform als eine mit der Becherzelle eng verbundene, ihr gleichsam schon a priori zukommende Eigenschaft angesehen wird, so zwar, dass man Zellen nur im Hinblick darauf, dass sie keine becherähnliche Gestalt, d. h. keine bauchige Theca mit oberer Verengerung besitzen, schon als von den Becherzellen specifisch verschiedene Zellen betrachtet. So lässt es F. E. Schulze (58) als zweifelhaft erscheinen, ob die Magenepithelzellen zu den Becherzellen gerechnet werden dürfen, „da trotz vieler Aehnlichkeiten eine so characteristische Eigenthümlichkeit jener, nämlich die bauchige Theca und deren obere Verengerung, fehlt". List (46) bezeichnet die Magenepithelzellen auf Grund des Mangels einer bauchigen Theca als Zellen sui generis. Noch weiter geht Drasch (9). Er beschreibt Becherzellen aus dem Trachealepithel, welche aneinander stossen, so dass sie sich gegenseitig abplatten und sich die Tendenz nicht verkennen lässt, dass sie überhaupt der polygonalen Gestalt zustreben. Er fährt fort: „Schon diese Bilder allein, glaube ich, sind hinreichend, der Auffassung der Becher-

zellen als selbständige Gebilde vollständig den Halt zu entziehen, weil an ihnen Veränderungen der „Becherzellen" zu Tage treten, welche das Characteristicum derselben theilweise verwischen. Denn der Begriff der Becherzelle ist in der Literatur so genau päcisirt — absolut runde, flaschenförmige Erweiterungen nach oben —, dass, wenn man ihn festhält, Zellen, ähnlich den Stellen a und b" (Tafel II, Fig. 7), „consequent" jenen nicht beigezählt werden können und daher Gruppen von ihnen gänzlich unverständlich bleiben müssen."

Ich gelange zu der Auffassung, dass die runde, der Ecken entbehrende Form der Theca ein nothwendiges Ergebniss rein physikalischer Momente ist, die nicht nur in der Becherzelle selbst, sondern auch in ihrer Umgebung zu suchen sind. Durch Aenderung in der Beschaffenheit der Umgebung der Becherzellen werden auch die physikalischen Bedingungen, unter welchen jene existiren, modificirt, was auf ihre Formgestaltung einen Einfluss ausübt.

Zunächst eine theoretische Erörterung.

Eine von einem elastischen Häutchen eingeschlossene Flüssigkeitsmasse wird eine Form annehmen, die eine Function des inneren Druckes der Flüssigkeit, der Schwere, der Gleichmässigkeit der Elasticität des Häutchens und solcher äusserer Factoren ist, welche der Ausdehnung des Systems einen Widerstand entgegensetzen. Abgesehen von der Elasticität des Häutchens und von äusseren Widerständen ist die Form bloss abhängig von dem Verhältniss des inneren Druckes zur Schwere $d : S$. Ist der Druck klein im Verhältniss zur Schwere, so wird die Gestalt des Systems eine cylinderähnliche, sackförmige werden. Mit wachsendem inneren Drucke wird sich das System immer mehr der kugelförmigen Gestalt nähern. Im idealen Fall, wenn $d : S = \infty$, muss die kugelförmige Gestalt erreicht werden. Dies ist der Fall bei einer der Schwere entzogenen Flüssigkeitsmasse, wie dies der Plateau'sche Versuch lehrt (65). Als characteristische Uebergangsformen ergeben sich die flaschenförmige, eiförmige und keulenförmige Gestalt, je nach der Vertheilung der Geschwindigkeit des Wachsens des inneren Druckes.

Von der Elasticität des Häutchens hängt die Gestalt des Systems nur insofern ab, als ceteris paribus an Stellen grösserer Ausdehnbarkeit auch eine grössere Ausbauchung entstehen wird.

Bei Vorhandensein eines äusseren Widerstandes hängt die Form des Systems ab von der Differenz des inneren und äusseren Druckes. An jenem Punkte, an welchem die Differenz positiv ist, wird eine Ausbauchung, wo sie negativ ist, eine Verengerung zu Stande kommen; ist die Differenz = 0, bleibt die Oberfläche des Systems an dieser Stelle erhalten. — Wirkt der äussere Druck in einer bestimmten Richtung vorherrschend, so muss senkrecht auf dieselbe eine Abplattung eintreten; sie muss so lange dauern, bis die Differenz des äusseren und inneren Druckes gleich 0 ist. Dieser Fall tritt ein, wenn solche Systeme so nahe von einander liegen, dass sie sich bei ihrer Ausdehnung berühren: sie platten sich, vorausgesetzt, dass der innere Druck nicht aufhört, so lange ab, bis der zwischen ihnen befindliche Raum ausgefüllt ist.

Eine Becherzelle bildet ein solches System. Die Theca, bei welcher auf jeden Fall Elasticität vorausgesetzt werden muss, entspricht dem Häutchen, der Zellinhalt, der jedenfalls als flüssig anzusehen ist, der eingeschlossenen Flüssigkeit. Die sich der Ausdehnung des Systems entgegensetzenden Widerstände sind in dem Druck der die Becherzelle umgebenden Epithelzellen gegeben. Jedenfalls findet bei der schleimigen Metamorphose des Zellinhaltes eine Volumszunahme desselben statt wohl hauptsächlich durch Aufnahme von Stoffen aus der Umgebung der Zelle; es muss also der innere Druck steigen. Da die zur Erreichung der Kugelgestalt nothwendigen Bedingungen niemals vorhanden sein können, wird die Becherzelle die vollkommene Kugelgestalt niemals annehmen; dagegen können die Uebergangsformen sehr wohl bestehen, da die zu ihrer Entstehung nothwendigen Bedingungen vorhanden sind.

Entstehen nun Becherzellen in einer so geringen Entfernung von einander, dass sie sich während ihres Wachsthums berühren, so ist der oben erwähnte Fall verwirklicht, und es muss sich somit eine gegenseitige Abplattung ergeben. Die Anzahl der Abplattungen an einer Zelle hängt ab von der Anzahl und der Art der Lagerung der benachbarten Becherzellen, von der Differenz ihrer Wachsthumsgeschwindigkeiten und von ihrer ursprünglichen Grösse. Im einfachsten Falle, d. h. wenn sich stets sechs Zellen um eine Zelle herumlagern[1]), wenn ihre Grösse und ihr Wachsthum

1) Von J. O. Hennum (25, siehe auch pag. 251) als trianguläre Ordnung bezeichnet.

gleich sind und ihre Gestalt eine regelmässig cylindrische ist, müssen regelmässige sechsseitige Prismen entstehen. Variationen dieser Umstände haben auch Veränderungen dieser Grundform zur Folge: verschieden grosse prismatische Formen, solche mit mehr oder weniger als sechs Seitenflächen, mit ein- oder mehrseitiger Ausbauchung u. s. w.[1]). (S. Anm. 2.)

Das Stoma der Becherzellen entsteht — ob nun intra vitam oder in Folge der Reagentienwirkung — jedenfalls durch den Druck des quellenden Inhalts gegen die Theca an dem Punctum minoris resistentiae derselben. Da in Flüssigkeiten der Druck nach allen Richtungen hin gleichmässig wirkt, wird das Stoma die Kreisform annehmen, sofern nicht andere Umstände, wie der Widerstand der angrenzenden Zellen oder die Adhäsion zwischen letzteren und dem flüssigen Zellinhalte hindernd entgegentreten. Auf diese Weise finden die kreisförmige und die anderen Gestalten der Stomata ihre Erklärung.

Biedermann (5) und Fries (18) geben an, dass die Becherzellen (im Epithel) mit körnigem Inhalt eine gestrecktere, mehr cylindrische, diejenigen mit homogenem Inhalt meist eine bauchige Gestalt besitzen; ich kann diese Beobachtung bestätigen. Es muss bei den Formen mit bauchiger Theca der innere Druck ein grösserer gewesen sein, was auf eine Volumszunahme des Becherzelleninhaltes bei seiner Verflüssigung — (Entstehen des homogenem Inhaltes aus dem körnigen) — schliessen lässt. — Auf dieselbe Weise lassen sich die nach Einwirkung von Müller'scher Flüssigkeit und Drittel-Alcohol erfolgenden Formveränderungen erklären.

Wir gelangen somit zu dem Schluss, dass die bauchige Form der Theca und deren obere Verengerung keine den Becherzellen a priori zukommende, mit ihrem Wesen nothwendig verbundene Eigenschaft ist, da sie nicht nur durch die Natur der Zellen, sondern auch durch äussere Ursachen bedingt wird.

1) Siehe pag. 181, Anm. 1; vgl. Fig. 2 a, 2 b, 26.

2) Dass der Inhalt auch in den cylindrisch-polygonalen (prismatischen) Becherzellen flüssig ist, beweist der sich über das freie Ende derselben vorwölbende Meniscus. — Der Umstand, dass die prismatischen Becherzellen am freien Ende keine Membran besitzen, bildet keinen Einwand gegen das Gesagte, da die Capillarwirkung mindestens von derselben Grössenordnung ist, wie die Festigkeit der Zellmembran.

Sie ist ein Ergebniss bestimmter physikalischer Umstände; ändern sich diese, so ändert sich auch die Form der Theca.

Consequenter Weise müsste also der Ausdruck „Becherzellen" fallen, da es auch Becherzellen gibt, die mit dem Typus der „Becherzellen" morphologisch durchaus keine Aehnlichkeit besitzen. Doch abgesehen davon, dass man es sich überlegen soll, ohne dringende Nothwendigkeit eine neue Benennung in unsere an Namen schon so reiche Wissenschaft einzuführen, mag die Beibehaltung der alten Bezeichnung schon aus dem Grunde gerechtfertigt sein, dass die überwiegende Majorität der Becherzellen uns in einer becherartigen Gestalt erscheinen.

Es haben bereits mehrere Forscher versucht, die Zellenformen vom physikalischen Standpunkte aus zu erklären. J. D. Hennum (25) hat sich mit dieser Frage eingehend auf experimentellem wie theoretischem Wege beschäftigt. Er liess auf feuchte, gleich grosse Thonkugeln, die theils neben, theils übereinander gelegt waren, in regelmässiger Weise einen Druck wirken und prüfte die dabei entstandenen Formen mathematisch den Flächen wie dem Inhalte nach. Der Druck wirkt entweder in senkrechter oder in horizontaler Richtung oder gleichmässig von allen Seiten. Die sich ergebenden Grundformen sind ausser den Kugeln: Der Würfel, das gerade, regelmässige, sechsseitige Prisma, dessen Höhe gleich dem doppelten Radius des in die Grundfläche eingeschriebenen Kreises ist, das Rhombendodekaeder, das Tesserakaidekaeder. Je nach der Richtung des Druckes und je nachdem die Kugeln in einer, zwei, drei oder mehr Schichten liegen, ergeben sich aus den angeführten Grundformen verschiedene Combinationen. — Von seinen Experimenten sei hier nur eines erwähnt: Die Kugeln liegen in einer einzigen Schicht in triangulärer Ordnung, d. h. wobei durch lineare Vereinigung der Mittelpunkte dreier aneinderstossenden Kugeln ein Dreieck entsteht; der Druck wirkt allseitig: es entstehen gerade, regelmässige, sechsseitige Prismen, deren Höhe doppelt so gross ist als der Radius des in die Grundfläche eingeschrieben Kreises. — In einer zweiten Abhandlung untersucht Hennum, inwieweit die Resultate seiner Experimente sich in der Natur bestätigen, und wendet seine Aufmerksamkeit hauptsächlich dem Epithel zu. Die Grundform der Epithelzellen ist die Kugel. Alle verschiedenen Formen der Epithelzellen können in befriedigender Weise

nach rein mechanische Bedingungen, durch Zuhilfenahme von Druckkräften erklärt werden. Diese Behauptung prüft der Verfasser eingehend an der Hand der in der Literatur niedergelegten Arbeiten und eigener Untersuchungen. Insbesondere verweist er auf die Arbeiten von Arnold, Pflüger, Stricker, Flemming, Lott, Drasch, Vossius, v. Ebner, Kölliker, His, Paneth London, Detlefsen. — Cylindrische Zellen entstehen, wo auf einer Oberfläche die triangulär geordneten Zellenkugeln dicht gedrängt stehen und nun sehr energisch wachsen; durch gegenseitigen Druck entstehen sechsseitige Prismen mit platten Basal- und ebensolchen Seitenflächen, aber convexen Aussenflächen.

L. Errera (16) wendet Plâteau's Princip der Gleichgewichtsfiguren (66) auf die Formgestaltung der Zellen an. Er geht von der Voraussetzung aus, dass die Zellmembranen im Momente ihrer Bildung sich unter denselben Bedingungen befinden wie die flüssigen Lamellen ohne Schwere von Plateau und somit betreffs ihrer Form und ihrer Anordnung denselben Gesetzen unterworfen sind. Wenn sich eine Zelle theilt, entspricht die Gesammtheit der Scheidewände einem système laminaire von Plateau. Die Grundregeln Plateau's, dass in einem solchen System drei Lamellen in einer Kante unter Winkeln von 120° endigen, und dass vier Kanten in einem und demselben Punkte unter Winkeln von beiläufig 109° 5′ zusammenstossen, lassen sich mit bedeutender Annäherung bei der Zelltheilung (Pflanzenzellen) wiederfinden. — Berthold (63) versucht die vitalen Processe und Erscheinungen im Protoplasma auf mechanischem Wege abzuleiten. Der Theorie liegt die Voraussetzung zu Grunde, dass der Protoplasmakörper sammt seinen morphologischen Einschlüssen als eine Flüssigkeit und zwar als eine complicirte Emulsion von zähflüssiger Consistenz aufzufassen ist. Verf. sucht nachzuweisen, dass viele Formbildungs- und Bewegungserscheinungen des lebenden Protoplasmas auf die flüssige Natur des Plasmakörpers hindeuten, resp. nur unter Annahme derselben erklärt werden können. — Es sei hier insbesondere auf folgendes hingewiesen. Bei der Zelltheilung müssen für die Anordnung und Richtung der Zellwände dieselben Principien maassgebend sein, welche den Bau flüssiger Schaumgewebe bedingen, nämlich Plateau's Princip der kleinsten Flächen. „Die Lamellensysteme ordnen sich so an, die einzelnen Lamellen

krümmen sich in der Weise, dass die Summe der Oberflächen aller unter den gegebenen Verhältnissen ein Minimum wird. Die treibende Kraft ist die Spannung, die in der flüssigen Oberfläche ihren Sitz hat.“ Es können sich zwar Theilungsrichtungen ergeben, „die mit den Forderungen des Princips der kleinsten Flächen nicht in Uebereinstimmung stehen“; doch auch dann wird dasselbe niemals ganz unwirksam. — Berthold versucht die verschiedene Formgestaltung behäuteter Zelle auf mechanischem Wege abzuleiten. Dass die Zellen beim Wachsthum eine von derjenigen der Kugel verschiedene Gestalt annehmen, hat nach der Ansicht des Verfassers, da der Turgordruck auf alle Punkte der Zellmembran gleichmässig wirkt, seinen Grund in den verschiedenen Widerständen, welche die Membran an verschiedenen Punkten dem gleichen Druck entgegensetzt: der Wandbelag ist an denjenigen Stellen der Membran, welche dem Turgordruck mehr nachgeben, qualitativ geringer und auch qualitativ ein anderer als derjenige an den übrigen Stellen. — Die gesammten Wachsthumsvorgänge, „die Ausgestaltung der Formen von Zellen und Organen, die Richtungen, nach denen Wachsthum stattfindet, die Neubildung von Vegetationspunkten u. s. w.“ sind abhängig von äusseren Factoren: Schwerkraft, Licht, Wärme etc. Diese Abhängigkeit hat ihren Grund in Veränderungen der Symmetrieverhältnisse des Plasmakörpers durch diese Factoren; es stellen sich daher dem Princip einer mechanischen Auffassung keine Schwierigkeiten entgegen, wenn uns auch im Einzelfalle die Art der Verknüpfung von Ursache und Wirkung unbekannt ist. — (Die Ergebnisse dieser Arbeit beziehen sich hauptsächlich auf pflanzliche Zellen.) — Nussbaum (62) scheint die Becherform der Schleimzellen auf rein mechanische Momente zurückzuführen, wie ich einer Anmerkung aus seiner Arbeit über den Bau und die Thätigkeit der Drüsen entnehme: „Die Hülle der Becherzellen ist an der freien Fläche kreisförmig durchbrochen; bei den Schleimzellen der Magenoberfläche ist diese Oeffnung meist sechseckig, weil hier gleichartige Zellen aneinander gelagert sind, und die gleichzeitige Dehnung aller Zellen jeder einzelnen einen gewöhnlich sechseitigen Querschnitt giebt. Sind nicht alle Zellen gleichzeitig mit Schleim gefüllt, also mit weichen, protoplasmatischen, nackten oder bewimperten Zellen gemischt, so kommt die Becherform der Schleimzellen zu Stande.

aus der sich durch ideelle Verlängerung der Mündung die einzellige Drüse mit langem Ausführungsgang ableiten lässt."

Zum Schlusse noch einige Worte über Theca, Fuss und Stiel der Becherzellen.

Ich glaube nicht, dass man die Theca als eine Zellmembran bezeichnen kann, wenn man unter einer solchen eine Hülle versteht, welche ihrer Beschaffenheit nach von dem Zellprotoplasma verschieden ist. An den Epithelzellen lässt sich keine Membran nachweisen; auch am protoplasmahaltigen Abschnitt der Becherzellen ist eine membranöse Begrenzung nicht sichtbar; ebensowenig an den protoplasmatisch regenerirten Becherzellen; die Theca erscheint nur als die Hülle des schleimhaltigen Abschnittes. Es wäre somit richtiger, sie als einen Rest nicht metamorphosirten Protoplasmas aufzufassen. Dafür spricht auch der Umstand, dass die protoplasmatische Regeneration von der Innenwand der Theca auszugehen, diese somit an der Regeneration Antheil zu nehmen scheint. Das von dem Protoplasma der Epithelzellen verschiedene optische Verhalten der Theca kann wohl kein Gegenstand eines Einwandes sein, da die Verschiedenheit der optischen Eigenschaften allein keine differente chemische Zusammensetzung voraussetzt, vielmehr in physikalischen Ursachen ihre Erklärung finden kann[1]).

Als „Fuss" bezeichnet F. E. Schulze den unteren, als verschmälerten Anhang erscheinenden, Protoplasma und Kern enthaltenden Abschnitt der Becherzellen. Dieser Anhang kann sich zu einem schmalen bis fadendünnen, längeren oder kürzeren Fortsatz, dem „Stiel" gestalten, dann liegt der Kern oft innerhalb der Theca, am Boden derselben; oder es kann auch jeglicher Anhang fehlen und die Zelle mit mehr oder weniger abgerundeter Basis endigen. List legt auf diese morphologischen Eigenthümlichkeiten einen besonderen Werth und verwendet die Beschaffenheit des basalen Endes als Eintheilungsgrund für die Becherzellen; er unterscheidet unbefusste (gestielte und ungestielte) und befusste Formen, letztere dadurch ausgezeichnet, „dass der nucleus stets in der unteren handhabenförmigen Fortsetzung der Theca, dem „Fusse" liegt".

---

1) Siehe auch v. Ebner's Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie organisirter Substanzen (11).

Ich glaube, dass diese morphologischen Unterschiede eine rein mechanische Erklärung zulassen, und messe ihnen aus diesem Grunde, wie deswegen, weil sie oft auf einem Schnitte neben einander zu finden sind, wie bereits gesagt, keinen systematischen Werth bei. Der „Stiel" ist wohl (gleich dem Fusse) ein Rest nicht metamorphosirten Protoplasmas, welcher durch den Druck des Epithels zu einem schmalen fortsatzartigen Anhang umgestaltet worden ist. In seinem Tinctionsverhalten stimmt er, wie List richtig bemerkt, mit den umliegenden Epithelzellen überein. Nach List characterisiren sich die gestielten Becherzellen dadurch, „dass der Kern stets in der Theca zu liegen kommt". Ich habe den Kern sehr oft im Stiele liegen gefunden; List sagt übrigens selbst, dass man sehr häufig in den verschiedensten Epithelien Becherzellen antrifft, welche man mit demselben Rechte für „gestielte" wie „befusste" Formen halten könnte. Es ist möglich, dass bei der schleimigen Umwandlung des Zellinhaltes der Kern durch den Druck in den Thecaraum gepresst wird; oder es kann die verschiedene Lage des Kernes bei „gestielten" Becherzellen mit seiner ursprünglichen höheren oder tieferen Stellung in der Epithelzelle zusammenhängen. Dass bei Anwesenheit eines grösseren protoplasmatischen Abschnittes der Kern in demselben liegt, kann uns wohl kaum Wunder nehmen. Die verschiedene Form des Kernes hängt jedenfalls mit dem Drucke zusammen, den er von Seiten der Epithelzellen und des Thecainhaltes zu erleiden hat. — „Ungestielte" Becherzellen würden dann entstehen, wenn der weitaus grösste Theil des Zellprotoplasmas die Schleimmetamorphose eingegangen ist.

Es ist wohl kaum nöthig, an die auffallende Aehnlichkeit der beschriebenen, abgeplatteten Becherzellen mit den Magenepithelzellen der Wirbelthiere, sowie mit den von List (47) beschriebenen Epithelzellen der Blase von Testudo graeca zu erinnern. Die Frage bezüglich der Verwandtschaft dieser Zellen mit einander soll uns in einem späteren Aufsatze beschäftigen.

Zusammenfassung.

Die Zunge von Anguis Fragilis und Pseudopus Pallasii ist sehr reich an secernirenden Elementen, welche als einzellige Drüsen und zwar als Becherzellen aufzufassen sind. Sie bedecken mehr als $^2/_3$ der Zungenoberfläche. Ihr hauptsächlichster Sitz sind die Papillen: die epitheliale Bekleidung dieser besteht fast ausschliesslich aus Becherzellen; sie platten sich hier in Folge ihrer directen Aneinanderlagerung zu polygonal-cylindrischen Formen ab; zwischen der typischen Becherform und der der vollkommenen Abplattung finden sich die verschiedensten Uebergänge. — Der Inhalt der Theca erscheint in der Form von Körnchen und einer gleichartigen Zwischensubstanz, oder er ist homogen. Der homogene Inhalt geht aus dem körnigen hervor und ist der Ausdruck eines älteren, der körnige der Ausdruck eines jüngeren Entwickelungszustandes. Der Uebergang von diesem in jenen geschieht durch eine continuirliche Reihe von Zwischenstadien.

Dieser Punkt ist meiner Ansicht nach der Verallgemeinerung für die Becherzellen aller Wirbelthiere fähig.

Aus dem Körncheninhalt entsteht durch Umwandlung desselben das homogene Secret, welches in Form von kugeligen Ballen (Pfröpfen) ausgeschieden wird. — Die Umsetzung der Secretstoffe (Körnchen und Zwischensubstanz) beginnt am freien resp. am der Epitheloberfläche zugekehrten Ende der Zelle innerhalb einer centralen Zone und schreitet von hier aus gegen die tiefer gelegenen und peripheren Inhaltspartien weiter. An der Zungenunterfläche und in den tieferen Abschnitten der interpapillären Räume ist die Secretbildung und die Secretion eine lebhaftere. — Das an gefärbten Schnitten sichtbare Netzwerk entsteht durch das Zerfliessen der Körnchen, entweder schon intra vitam oder durch Einwirkung der Reagentien; es ist der Ausdruck eines vorgeschrittenen Stadiums der Secretbildung. — Die Becherzellen gehen bei der Secretion nicht zu Grunde; sie regeneriren sich durch Zunahme ihres Protoplasmas und unter den für die Regeneration von Drüsenzellen typischen Veränderungen des Kernes. — Die Gestalt der Becherzellen ist auf physikalische Ursachen zurückzuführen. Direct aneinander gelagert erhalten sie die Gestalt von meist sechsseitigen, prismatischen Formen mit convexen oberen Flächen. Die bauchige Erweiterung der

Theca und ihre obere Verengerung ist daher für den Begriff der Becherzellen nicht nothwendig. — Die mit Drüsenzellen ausgekleideten interpapillären Räume der Zunge von Anguis und Pseudopus können vom morphologischen Standpunkte nicht als Drüsen aufgefasst werden; sie sind Epitheleinsenkungen, bei denen jedoch eine beginnende, zur Drüsenbildung hinführende Differenzirung nicht zu verkennen ist. —

Ueber meine Beobachtungen an der Zunge des Genus Lacerta gedenke ich demnächst zu berichten.

Ich komme schliesslich einer angenehmen Pflicht nach, indem ich meinen verehrten Lehrern, den Herren Geheimrath Leuckart, Hofrath Claus und Professor v. Ebner für die Unterstützung, welche sie meinen Bestrebungen zu Theil werden liessen, meinen aufrichtigsten, wärmsten Dank sage.

Literatur-Nachweis.

1. Altmann, Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Leipzig 1890.
2. Arnstein, C., Ueber Becherzellen und ihre Beziehung zur Fettresorption und Secretion. Virchow's Archiv Bd. XXXIX, 1867.
3. Biedermann, W., Untersuchungen über das Magenepithel. Wiener Sitzungsberichte Bd. LXXI, III. Abth., 1875.
4. — — Ueber die morphologischen Veränderungen der Zungendrüsen des Frosches bei Reizung der Drüsennerven. Ibid. Bd. LXXXVI, III. Abth., 1882.
5. — — Zur Histologie und Physiologie der Schleimsecretion. Ibid. Bd. XCIV, III. Abth., 1886.
6. Brettauer und Steinach, Untersuchungen über das Cylinderepithel der Darmzotten und seine Beziehung zur Fettresorption. Wiener Sitzungsberichte 1867, I.
7. Boll, F., Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus. Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. V, Supplem. 1869.
8. Dönitz, Ueber die Schleimhaut des Darmkanals. Reichert's Archiv 1864.
9. Drasch, O., Die physiologische Regeneration des Flimmerepithels der Trachea. Wiener Sitzungsberichte Bd. LXXX, III. Abth., 1879.
10. — — Zur Frage der Regeneration des Trachealepithels mit Rücksicht auf die Karyokinese und die Bedeutung der Becherzellen. Ibid. Bd. LXXXIII, III. Abth., 1881.

11. Ebner, V. v., Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie organisirter Substanzen. Leipzig 1889.
12. Edinger, L., Ueber die Schleimhaut des Fischdarmes nebst Bemerkungen zur Phylogenese der Drüsen des Darmrohres. Archiv für mikroskop. Anatomie Bd. XIII, 1877.
13. — — Die Endigungen der Hautnerven bei Pterotrachea. Ibid. Bd. XIV, 1877.
14. Eimer, Th., Ueber Becherzellen. Virchow's Archiv Bd. XLII, 1868.
15. — — Neue und alte Mittheilungen über Fettresorption im Dünndarm und Dickdarm. Biologisches Centralblatt Bd. IV, 1884.
16. Errera, L., Sur une condition fondamentale d'equilibre des cellules vivantes. Comptes rendus. T. 103, 1886.
17. Flemming, W., Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig 1882.
18. Fries, E., Ueber die Fettresorption und die Entwickelung der Becherzellen im Dünndarm. Virchow's Archiv Bd. XL, 1867.
19. Gegenbaur, C., Ueber Drüsenzellen in der Lungenschleimhaut bei Amphibien. Müller's Archiv 1863.
20. van Gehuchten, A., Le mécanisme de la Sécrétion. Anatomischer Anzeiger 1891, Nr. 1.
21. Haller, B., Studien über marine Rhipidoglossen. Morphologisches Jahrbuch Bd. IX, 1883.
22. Hebold, O., Ein Beitrag zur Lehre von der Secretion und Regeneration der Schleimzellen. Diss. Bonn 1879. (War mir im Original nicht zugänglich; benützt nach dem in List's Arbeit über Becherzellen (46) enthaltenen Auszuge.)
23. Heidenhain, R., Beiträge zu der Lehre von der Speichelabsonderung. Studien des physiologischen Institutes zu Breslau. IV, 1868.
24. — — Physiologie der Absonderungsvorgänge; in Hermann's Handbuch der Physiologie Bd. V, I. Theil, Leipzig 1873.
25. Hennum, J. O., Til Belyenning of cellernes former. Christiania 1884, 1885. Benützt nach dem Referate von L. Stieda. Biolog. Centralblatt V, Nr. 7, 1885.
26. Holl, M., Ueber das Epithel in der Mundhöhle von Salamandra maculata. Wiener Sitzungsberichte Bd. XCII, III. Abth., 1887.
27. — — Zur Anatomie der Mundhöhle von Rana temporaria. Ibid. Bd. XCV, III. Abth., 1887.
28. — — Zur Anatomie der Mundhöhle von Lacerta agilis. Ibid. Bd. XCVI, III. Abth., 1887.
29. Klein, E., Observations on the structure of cells and nuclei. I. Quarterly Journal of microscopical science. Vol. XVIII, 1878.
30. — — Observations on the structure of cells and nuclei. II. Ibid. Vol. XIX, 1879.
31. Klose, G., Beitrag zur Kenntniss der tubulösen Darmdrüsen. Diss. Breslau 1880. (Benützt nach Heidenhain's Physiologie der Absonderung (24) pag. 166.)

32. Knauff, Das Pigment der Respirationsorgane. Virchow's Archiv Bd. XXXIX, 1867.
33. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre. Leipzig 1867.
34. — — Zur Kenntniss des Baues der Lunge des Menschen. Würzburger Verhandlungen. N. F. Bd. XVI, 1881.
35. Langley, T. N., On the structure of secretory cells and on the changes, which take place, in them during secretion. Internationale Monatsschrift für Anatomie und Histologie Bd. I, 1884.
36. — — On the Histology of the mucous salivary glands, and on the behaviour of thier mucous constituents. Journal of Physiology. Vol. X, 1889.
37. Lavdowsky, Zur feineren Anatomie und Physiologie der Speicheldrüsen. Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. XIII, 1877.
38. Leydig, F., Ueber die Haut einiger Süsswasserfische. Zeitschr. für wiss. Zoologie Bd. III, 1851.
39. — — Lehrbuch der Histologie. Frankfurt a. M. 1857.
40. — — Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.
41. — — Zur Kenntniss der Sinnesorgane der Schlangen. Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. VIII, 1872.
42. — — Zelle und Gewebe. Bonn 1885.
43. List, J. H., Ueber Becherzellen im Blasenepithel des Frosches. Wiener Sitzungsber. Bd. LXXXIX, III. Abth., 1889.
44. — — Untersuchungen über das Cloakenepithel der Plagiostomen. I. II. Ibid. Bd. XCII, III. Abth., 1885.
45. — — Zur Färbetechnik. Zeitschrift für wissenschaftl. Mikroskopie Bd. II, 1885.
46. — — Ueber Becherzellen. Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. XXVII, 1885.
47. — — Zur Kenntniss des Blasenepithels einiger Schildkröten. Ibid. Bd. XXVIII, 1886.
48. — — Ueber den feineren Bau von Schleim secernirenden Drüsenzellen nebst Bemerkungen über den Secretionsprocess. Anatom. Anzeiger 1889, Nr. 3.
49. Ludwig Ferdinand, Prinz von Bayern, Zur Anatomie der Zunge. München 1884.
50. Merk, L., Ueber die Schleimabsonderung an der Oberhaut der Forellenembryonen. Wiener Sitzungsber. Bd. XCIII, III. Abth., 1886.
51. Paneth, J., Ueber die secernirenden Zellen des Dünndarmepithels. Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. XXXI, 1888.
52. Partsch, C., Beiträge zur Kenntniss des Vorderdarms einiger Amphibien und Reptilien. Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. XVI, 1877.
53. Patzelt, V., Ueber die Entwickelung der Dickdarmschleimhaut. Wiener Sitzungsber. Bd. LXXXVI, III. Abth., 1882.
54. Rabl-Rückhardt, Einiges über Flimmerepithel und Becherzellen. Reichert's Archiv 1868.

55. Ranvier, L., Des vacuoles des cellules caliciformes, des mouvements de ces vacuoles et des phénomènes intimes de la sécrétion du mucus. Comptes rendus. T. 104, 1887.
56. Reichel, Beitrag zur Morphologie der Mundhöhlendrüsen der Wirbelthiere. Morphol. Jahrb. Bd. 8, 1883.
57. Schiefferdecker, P., Zur Kenntniss des Baues der Schleimdrüsen. Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. XXIII, 1884.
58. Schulze, F. E., Epithel und Drüsenzellen. Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. III, 1867.
59. Stöhr, Ph., Ueber Schleimdrüsen. Leipzig 1887.
60. Toldt, C., Lehrbuch der Gewebelehre. Stuttgart 1888.
61. Wittich, W. v., Physiologie der Aufsaugung, Lymphbildung und Assimilation. In Hermann's Handbuch der Physiologie Bd. V, 1. Theil. Leipzig. 1883.

Nachtrag.

62. Nussbaum, M., Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. XXI, 1882.
63. Berthold, Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.
64. Schulze, F. E., Das Drüsenepithel der schlauchförmigen Drüsen des Dünn- und Dickdarms und die Becherzellen. Centralblatt für die med. Wissenschaften 1866, Nr. 11.
65. Plateau, J., Ueber die Erscheinungen bei einer freien und der Wirkung der Schwere entzogenen Flüssigkeitsmasse. Poggendorf's Annalen. Ergänzungsband II, 1848.
66. — — Experimentelle und theoretische Untersuchungen über die Gleichgewichtsfiguren einer flüssigen Masse ohne Schwere. Poggendorf's Annalen Bd. 55, 56, 82, 107, 114, 130, 141.
67. Langley, T. N., On the preservation of mucous granules in secretory cells. Proceed. of the Physiol. Society. 1889. Vol. II. Cambridge. March 9.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel X—XIII.

Sämmtliche Schnittpräparate sind auf die angegebene Weise mit Delafield'schem Hämatoxylin und Eosin gefärbt.

Fig. 1 auf Tafel X. Zunge von Anguis fragilis.

Fig. 2. a) Spitze einer Zungenpapille von Anguis; das Epithel zum grössten Theil in der Aufsicht, frisch. Vergr. 440. Die Granulirung der Felder ist eine verschiedene; einige haben ein homogenes Aussehen. — b) Epithel vom unteren Theile einer Papille, frisch in 0,75% Kochsalzlösung. Vergr. dieselbe. Die Mehrzahl der Felder ist homogen. — c) Die den Feldern entsprechenden Zellen, frisch. Vergr. dieselbe.

Fig. 3. Epithel der Zungenpapillen nach Behandlung mit Silbernitrat, in verdünntem Glycerin untersucht. — a) Vergr. 440; b) bei hoher Einstellung; Vergr. 600, um die verschiedene Gestalt der Stomata zu demonstriren. — c) Vergr. 440. Die Stomata platten sich in Folge ihrer gegenseitigen Berührung ab; einige sind von beträchtlicher Grösse. — d) Vergrösserung dieselbe. Polygonale Stomata aneinanderlagernder Becherzellen, deren Körper seitlich ersichtlich sind; an der unteren Seite der Abbildung Uebergang der polygonalen in runde Formen.

Fig. 4 auf Tafel X. Veränderungsstadien der Becherzellen nach Maceration in Müller'scher Flüssigkeit. a—f) Vergr. 440. Untersucht in der Macerationsflüssigkeit.

Fig. 5 auf Tafel X. Becherzellen nach Maceration in Drittel-Alcohol. Vergr. 440. Untersucht in der Macerationsflüssigkeit. — a) Isolirte Formen; das Stoma ist bei der einen Becherzelle gross, bei der anderen klein und die Theca im Halstheile gefältelt. — b) Complex polygonaler Formen. Die Zellen haben sich abgerundet; die zwischen ihnen entstandenen dreieckigen Spalträume sind dunkel gezeichnet. — c) Trinkglasähnliche Formen.

Fig. 6 auf Tafel XI. Querschnitt durch die mittlere Partie der Zunge von Anguis. Härtung in Picrinsäure. Schwache Vergrösserung. Das Drüsenepithel bedeckt die Papillen fast bis zu ihrer Spitze. Wo die Papillen allseitig von demselben umgeben werden, hat sie der Schnitt schief getroffen. Bei a) und b) (an der Zungen-Unter- und Seitenfläche) Region der Becherzellen mit Netzwerk; c) Glandula sublingualis (schematisch); d) drüsige Complexe der Becherzellen in der epithelialen Bedeckung der Gl. sublingualis; e) die dem Zungenkörper nächstliegende interpapilläre Bucht.

Fig. 7 auf Tafel XI. Querschnitt durch den hinteren Abschnitt der Zunge von Anguis. Härtung in Müller'scher Flüssigkeit. Schwache Vergrösserung. Bei a) das dreieckige papillenlose Feld, reichlich durchsetzt mit Becherzellen.

Fig. 8 auf Tafel XII. Längsschnitt durch eine Papille der mittleren Zungenpartie von Anguis. Härtung in Müller'scher Flüssigkeit. Vergr. 320. Der Inhalt der Becherzellen ist blau gefärbt und homogen; bei vielen tritt er aus ihrer Mündung. Am unteren Theile der Papille haben die Becherzellen, da sie aneinanderlagern, eine cylindrische Gestalt; gegen die Kuppe der Papille nähern sie sich mit dem Dazwischentreten von Epithelzellen mehr und mehr der Becherform. Bei a) ihre basalen Enden flach und breit, der Kern platt oder halbmondförmig; bei b) endigen sie in spitze, den Kern enthaltende Fortsätze, die sich dachziegelförmig übereinanderschieben.

Fig. 9 auf Tafel XII. a) Becherzelle aus der Zunge von Anguis. Härtung in Müller'scher Flüssigkeit. Vergrösserung 600. Der protoplasmatische Abschnitt reicht an der inneren Theca-

wand höher hinauf als in der Mitte der Zelle; der Kern ist rund, von der Basis der Zelle abgerückt und zeigt einen Kernkörper. — b) Becherzellen aus der Zunge von Pseudopus. Härtung dieselbe. Vergr. 440. Der protoplasmatische Abschnitt läuft in einen langen Fortsatz aus, welcher sich zwischen den Kernen der Epithelzellen verliert oder deutlich bis zur Cutis reicht; der Kern ist schmal und stärker gefärbt als die Kerne der Epithelzellen, der Kernkörper undeutlich wahrnehmbar.

Fig. 10 auf Tafel XII. Schnitt durch zwei Zungenpapillen einer Anguis, welche kurz nach der Fütterung getödtet wurde. Härtung in Müller'scher Flüssigkeit. Vergr. 440. Charakteristisch ist die blasse Färbung des Becherepithels sowohl als des übrigen Gewebes. Der Zwischenraum ist mit einer blassblauen fadigen Masse gefüllt; die Zellgrenzen sind undeutlich wahrnehmbar.

Fig. 11 auf Tafel XII. Mehrere Stadien der Netzbildung in den Becherzellen (Anguis). a—k) Härtung in Picrinsäure. Vergr. 600. — In der Zelle b) hat es den Anschein, als ob die Körnchen zerfliessen wollten. — c) Neben undeutlich contourirten Körnchen sind einige Fäden sichtbar. — d) Die Knotenpunkte der sich bildenden Maschen sind hier und da als Körnchen zu erkennen.

Fig. 12 auf Tafel XIII. Papille der Zungenunterfläche von Anguis. Härtung in Picrinsäure. Vergr. 440. Sämmtliche Becherzellen zeigen ein mehr oder weniger deutliches, meist unregelmässiges Netzwerk, welches aus dem weiten Stoma der cylindrischen Formen bei a) hinausragt; bei b) zwei Becherzellen, aus deren enger Mündung der Inhalt als homogene, tief gefärbte Masse austritt.

Fig. 13 auf Tafel XII. Stück Epithel von der Zungenunterfläche von Anguis. Härtung in Picrinsäure. — a) „Becherzellen" mit scharf contourirten Körnchen und mit Netzwerk liegen neben einander. Die Zelle bei b) lässt in ihrem linken unteren Abschnitt noch Körnchen erkennen, während der grössere Theil von Fäden eingenommen wird, welche zum Stoma hinziehen und dort zu einer homogenen, tief gefärbten Masse confluiren. In der Zelle c) Andeutungen von Fädchen. Vergr. 600. — b) Cylindrische Zellen mit Netzwerk und Körnchen neben einander.

Fig. 14 auf Tafel XI. Mittlerer Theil eines Querschnittes durch die Zunge von Pseudopus; Papillen der oberen Fläche und die angrenzende Muskellage. Härtung in Müller'scher Flüssigkeit. Schwache Vergrösserung. In Folge der Wirkung des Reagens ist der Inhalt der Becherzellen zum Theil ausgetreten.

Fig. 15 auf Tafel XII. Becherzellen mit ziemlich grossem protoplasmatischen Abschnitt aus dem Zungenepithel von Pseudopus.

Härtung in Müller'scher Flüssigkeit. Vergr. 440. Die Körnchen haben sich ziemlich deutlich erhalten; sie setzen sich in der Mittellinie der Zelle weiter gegen das Protoplasma fort, deren rothe Farbe zwischen ihnen durchscheint, als an der Thecawand. Der Kern ist oval oder rund und von der Basis der Zelle mehr oder weniger abgerückt. Kernkörper ziemlich deutlich wahrnehmbar.

Fig. 16 auf Tafel XII. a) Schnitt durch die Epithelbekleidung des oberen Endes einer Zungenpapille von Pseudopus. Härtung in Müller'scher Flüssigkeit. Vergr. 440. Allmählicher Uebergang der Becherzellen in protoplasmatische Zellen; die obersten haben fast den gleichen Habitus wie die Epithelzellen. Die Kerne zeigen einen bläulichen Ton. — b) Zungenspitze von Pseudopus. Ventrale Fläche. Bei a) Hornplatten. Schwache Vergrösserung.

Fig. 17 auf Tafel XIII. Längsschnitt durch das obere Ende einer Zungenpapille (obere Zungenfläche) von Pseudopus. Härtung in Picrinsäure. Vergr. 600. Die Becherzellen sind mit feinen Körnchen erfüllt; bei a) erscheinen sie in Querschnitten als polygonale Felder, bei b) die Abrundung derselben deutlich erkennbar; Inhalt der Becherzellen blau, Kerne blauroth, das übrige Gewebe roth gefärbt.

Fig. 18 auf Tafel XIII. Tiefster Theil eines interpapillären Raumes (obere Zungenfläche, Pseudopus). Härtung in Picrinsäure. Vergr. 600. Bei a) enthalten die Becherzellen noch Körnchen; die tiefer liegenden Zellen (bei b) zeigen ein unregelmässiges Fadenwerk nebst spärlichen Körnchen; bei c) Zellen mit ziemlich deutlichem Netzwerk. Aus vielen Zellen ziehen dichtgedrängte Fäden, die sich hier und da mit einander verflechten. Die Becherzellen am Grunde der Bucht sind schwächer gefärbt als an den oberen Theilen der Papillen.

Fig. 19 auf Tafel XIII. Stadien der Secretbildung. Längsschnitte, Härtung in Picrinsäure. Vergr. 600. — a—k) Obere Zungenfläche. h—k) (aus den tieferen Theilen der interpapillären Buchten) und g) Stadien der Netzbildung. h) Im obersten Abschnitt der Zelle feine unregelmässig gelagerte Fädchen, im unteren, grösseren Theile, Körnchen. k) Netzwerk ziemlich ausgebildet, in dessen Maschen spärliche Körnchen. Netzwerk, Fäden und Körnchen sind blau gefärbt; das Protoplasma der Becherzellen reducirt sich auf minimale Quantitäten in der Umgebung des Kerns.

Fig. 20 auf Tafel XIII. a—f) Stadien der Secretbildung (obere Zungenfläche) Querschnitte. Härtung in Picrinsäure. Vergr. 600.

Fig. 21 auf Tafel XIII. Grobkörnige Massen in Becherzellen von Anguis. Längs- und Querschnitt. Härtung in Picrinsäure. Vergr. 600.

Fig. 22 auf Tafel XIII. Becherzellen der Zunge von Pseudopus nach

anhaltender Reizung, frisch. Vergr. 440. — a) Im Profil. Der obere Abschnitt ist bei einigen Zellen hell und homogen; hier und da eine Vacuole; aus den Zellen sind Schleimballen ausgetreten. — b) In der Aufsicht. Die Zellen haben sich an ihren Ecken abgerundet; zwischen ihnen dreieckige Spalträume. a) Eine Zelle mit Kömcheninhalt; die übrigen zeigen theils eine körnige Masse (Protoplasma) wie die meisten in Fig. 22 a, theils sind sie hell und mehr weniger homogen.

Fig. 23 auf Tafel XIII. Becherzellen (Pseudopus) nach anhaltender Reizung aus einem in 0,75 % Kochsalzlösung angefertigten Zupfpräparat. Vergr. 600. a) Der Kern ist gross, oval oder rund und steht höher als in ungereizten Zellen; Kernkörper, stark lichtbrechend, und Kernmembran sind deutlich wahrnehmbar; im übrigen wie in Fig. 22 a. — b) Die Zellen sind mit Vacuolen durchsetzt, zwischen welchen sich die Körnchen zu einem Maschenwerk angeordnet haben.

Fig. 24 auf Tafel XIII. Runde Zellen nach Isolirung in 0,75 % Kochsalzlösung. Vergr. 600. a—c.

Fig. 25 auf Tafel XIII. Becherzellen nach anhaltender Reizung. Härtung in Picrinsäure. Vergr. 600. a—f.

Fig. 26 auf Tafel XIII. Verschiedene Formen aneinanderlagernder Becherzellen als Folge ihrer ungleichmässigen Ausdehnung (Pseudopus). Härtung in Müller'scher Flüssigkeit. Vergr. 440.

Vom Aufbau des Rückenmarks.

Histologisches über die Neuroglia und die Nervensubstanz.

Von

M. Lavdowsky in St. Petersburg.

Hierzu Tafel XIV—XVIII.

I. Die Untersuchungsmethodik.

Wie in früherer Zeit, so zeigen sich auch in unseren Tagen die Hauptansichten über den Bau des Centralnervensystems, sowie anderer histologischer und entwickelungsgeschichtlicher Dinge in enger Abhängigkeit von der Güte der gebrauchten Untersuchungsmethode. Allein bei der Beobachtung des Centralnerven-

systems verhält sich die Sache um so schwieriger, als die verschiedensten Untersuchungsverfahren angewendet werden müssen.

Meine gegenwärtige Untersuchung ist hauptsächlich auf Grund des Princips recht vielseitiger Prüfung ausgeführt. Doch entschliesse ich mich noch nicht, meine Beobachtungen als endgültige auszugeben, trotzdem sie vieles Aeltere und Neuere in Uebereinstimmung bringen.

Die früheren Forschungen, wie die von Deiters (1), Gerlach (2), Meynert (3), Flechsig (4), enthalten ja nicht Weniges, welches man mit den Ergebnissen neuerer nach Weigert (5) und Golgi (6) ausgeführten Arbeiten in Einklang zu bringen hat. Einen Theil dieses Versuches habe ich hier auszuführen unternommen.

Von den Methoden, welche ich anwandte, wären nun anzugeben: Drei von mir für Zupfpräparate benutzte Flüssigkeiten, nämlich: 1) diluirter Alkohol Ranvier's, 2) Schiefferdecker'sche Mixtur und 3) Landois'-Gierke'sche Flüssigkeit (14, pag. 446). Die erste und dritte von ihnen erwiesen sich als die besten Macerationsmittel. Sie werden benutzt entweder wie sie gewöhnlich zu Gebrauch kommen, oder, was erfolgreicher ist, in Verbindung mit einigen in Wasser leicht lösbaren Farbstoffen. Die besten, schnellsten und sichersten Färbungen geben: a) wässerige 1 % Lösung von Siebert-Nörner's Magdalaroth (7) und b) wässerige 0,5 % bis 1 % Lösung von „Methylblau II", von welchen ich 5—10 und mehr Tropfen auf 10 cbcm der Macerationsflüssigkeit hinzufüge. Allerdings für die in der Landois'-Gierke'schen Flüssigkeit macerirten Stücke erfolgt ein Farbstoffzusatz besser nach dem Maceriren, sobald die Stücke ein oder zwei Mal mit Wasser gewaschen sind. Für diluirten Alkohol aber eignet sich gut eine Mischung der beiden Farbstoffe mit der Macerirungsflüssigkeit. (Es ist kaum nöthig zu notiren, dass die für das Maceriren bestimmten Gewebsstücke immer einem ganz frischen, womöglich noch warmen Rückenmarke entnommen wurden.) Wenn die Färbung, z. B. in der Mitte der Gewebsstücke, noch ungenügend ist, so bringt man bei Zerzupfen einen Tropfen des Farbstoffes, vermischt mit gleichem Theile Glycerin, auf den Objectträger, um die Färbung im Laufe der Zupfprocedur ausreichend zu erzielen. Näheres später. Bei dem Zerzupfen mit Magdala-Roth der in diluirtem Alkohol mace-

rirten Stücke erhielt ich schöne Bilder der Nerven- und Neurogliazellen auf die Weise, dass ich auf den Objectträger zu der Farbe einen kleinen Tropfen 0,5 % Ueberosmiumsäure zufügte und das Präparat weiter zerzupfte.

Am besten aber, obschon dies schwer auszuführen ist, kittet man nach sehr schonendem Aufsaugen der Farbstoffflüssigkeit das Zupfmaterial durch eine Art Ranvier'sche „Demidessication“ auf das Objectglas, behandelt es mit Alkohol, indem man denselben tropfenweise auf das Glas bringt, sodann hellt man es mit Terpentin, Xylol u. dgl. auf und schliesst es endlich in Canadabalsam ein. Die lehrreichsten Bilder erhielt ich bei der Demidessication, indem ich das mit dem oben angegebenen Methylblau II (nicht zu verwechseln mit Methylenblau) tingirte Zupfmaterial noch mit Fuchsin- oder Saffraninlösung auf dem Objectglase nachfärbte und dann in Canadabalsam einschloss.

Bei diesem Verfahren zeigen sich die Nervenzellen, sowie die immer sich schwächer färbenden Neurogliazellen sehr schön und gut gefärbt, an manchen Stellen tritt eine prachtvolle Doppelfärbung hervor und sind alle Nervenzellen mit ihren reichen Verästelungen, das Nervennetz und die feinsten Verzweigungen der Neurogliazellen leicht aufzufinden (Tafel XIV, Fig. 1).

Für die Schnitte, die mit Hülfe des von mir verbesserten Leyser'schen oder eines grossen Jung'schen Mikrotoms ausgeführt waren, brachte ich folgendes Verfahren in Anwendung. Als Farben zu den grösstentheils durch Müller'sche Flüssigkeit oder doppelchromsaure Salzlösung erhärteten Schnitte dienten mir: 1) Gerlach'sche neutrale Carminlösung, saures Carmin und Pikrocarmin; 2) dieselben Farben und Hämatoxylin; 3) Benzoazurin; 4) in Wasser lösliches und in Spiritus nicht lösbares Anilinblau; 5) dasselbe Blau und Eosin oder Magdalaroth; 6) Congoroth und Schwefel- oder Salzsäure; 7) Hämatoxylin-Kupfer nach Weigert (5, b) und Galleïn nach Aronson (8); 8) dichromsaures Silberoxyd nach mir, Golgi und Ramon y Cajal (9, b), 9) Sublimat nach Mondino und Golgi, 10) dichromsaures Silberoxyd mit nachfolgender Färbung durch Magdalaroth und 11) Goldfärbung nach Upson.

Von den angegebenen Tinctionsarten, die man für das Rückenmark zu den besten zählen kann, kommen persönlich mir

zu, da ich sie zuerst angewandt habe, die, welche sub No. 4, 5, 6 erwähnten, theilweise auch die No. 8 und 10, weil ich das Golgi'sche Verfahren bereits im Jahre 1879 anwandte (10, a, pag. 916), also fast gleichzeitig mit Golgi.

Zur Färbung No. 1 sei nur gesagt, dass man der Anwendung von saurem Carmin eine sehr verdünnte (kaum gefärbte) wässerige Lösung anwenden solle und die Schnitte darin 1—2 Wochen in einem etwas kühlen Orte belasse. Dann bekommt man, ausser den Nerven- und Neurogliazellen, auch die feinen Verzweigungen der Zellenfortsätze mit dem „Nervennetze" zu sehen, dessen Existenz ich anerkenne.

Die Färbungen, welche sub No. 3, 4, 5 und 6 angedeutet sind, gaben uns in kürzester Zeit sehr treffliche Bilder für Nervenzellen und Nervenfaser der grauen und weissen Substanz, am vorzüglichsten für die Keratinscheiden der Nerven. Dies zeigt sich namentlich bei denjenigen Schnitten, welche mit dem oben angegebenen Anilinblau und Eosin, noch besser Magdalaroth, doppelgefärbt sind (Tafel XIV, Fig. 4). Lässt man eine Reihe guter Schnitte zuerst in der blauen, dann in der rothen Färbungslösung einige Minuten liegen (ich nehme starke Lösungen beider Farbstoffe), so werden in der weissen Substanz die Axencylinder blau oder lila, die Mark(Keratin)scheiden und das Axolemma schön rosa. In der grauen Substanz erscheinen die ersteren als lila oder auch rosa tingirte Fasern, welche sich von der übrigen tief blau gefärbten Substanz, den Nerven- und Neurogliazellen, deutlich unterscheiden. Fast dieselbe Färbung erzielte ich mit Magdalaroth, als ich statt Anilinblau das bei den Zupfpräparaten erwähnte „Methylblau II" anwandte.

Was die Färbung sub No. 6, mit Congoroth, anlangt, so ist mit derselben eine augenblickliche Färbung zu erzielen, gleich der Benzoazurinfärbung (No. 3), welche entschieden der Färbung mit Nigrotin vorzuziehen ist. Das Congoroth brauche ich in eigenartiger Weise, indem ich die mit wässeriger Congorothlösung tingirten Schnitte durch schnelles Eintauchen derselben in schwefel- oder salzsäurehaltiges Wasser (1 Tropfen concentr. Säure auf 10 cbcm Wasser) in eine tief blaue Farbe überführe. Sodann folgt Abspülen in Wasser und Einschluss in Canadabalsam.

Zu No. 7, d. h. der ausgezeichneten Färbung Weigert's mit Hämatoxylin-Kupferlack und Aronson's mit Galleïn will ich bemerken, dass, wenn die Differenzirungsflüssigkeit, namentlich die Blutlaugesalzlösung, noch mehr verdünnt ist, als es Weigert empfohlen hat, die Entfärbung zwar langsamer vor sich geht, aber die Nerven um so deutlicher blau-schwarz hervortreten, da die Neurogliasubstanz vollkommen ungefärbt oder blassgelblich bleibt. — Für die Differenzirung der Galleïnpräparate nehme ich lieber Chlorkalklösung, denn im ersteren Falle erhalten die Nerven den klarsten Rosa- oder Lilaton und bekommen nicht nur die Markscheiden, sondern auch die Axencylinder nebst dem Axolemma — wie ich dies ja auch bei Hä-

matoxylinkupferlackfärbung erzielt habe — eine deutliche Nuancirung für sich.

Das Silber- und Sublimat-Verfahren. Die im doppelchromsauren Kali oder -Ammoniak, am besten aber in Müller'scher Flüssigkeit, der auf je 20 cbcm 2—4 Theile 1 % Ueberosmiumsäure zugesetzt ist, erhärteten Rückenmarkstücke imprägnire ich im Laufe von 24—48 Stunden in 1 % Lösung von salpetersaurem Silberoxyd bei etwa 20—30° Celsius, also ähnlich wie Golgi und Ramon y Cajal. Wenn ich zum Imprägniren die Müller'sche Lösung nehme, so verstärke ich die Concentration derselben auf die Weise, dass auf jede 100 ccm Wasser bis 3—3½ gr Doppelchromsalz und wie gewähnlich 1 gr schwefelsaures Natron kommt. Bei diesem Verfahren erhielt ich viel mehr gelungene Präparate.

Die vollkommen gut mit dichromsaurem Silber imprägnirten und in 95 % Alkohol erhärteten Rückenmarks- oder Gehirnstücke wurden bekanntlich mikrotomirt, die fertigen Schnitte aufgehellt und in Lack eingeschlossen. Die mit Silber imprägnirten Schnitte können auch durch einige Farbstoffe tingirt werden, um noch diejenigen Nerven hervorzurufen, welche vom Silber und Osmium nicht oder zu schwach hervorgerufen wurden. Für diese schwierige Doppelfärbung verwendete ich eine kurze Tingirung der eben mikrotomirten Schnitte in alkohol-wässeriger Lösung von Magdalaroth, wo sie fast momentan durchfärbt wurden. Die mit Magdalaroth durchfärbten Schnitte müssen nun gebeizt werden, um die Farbe nur auf den Nerven zu fixiren, wie es bei der Weigert'schen Procedur geschieht. Ich lege die Magdalaroth-Schnitte für einige Secunden bis eine Minute in 5 cbcm Wasser, dem einige Tropfen (3—6) 1 % Chlorgoldlösung zugesetzt ist. Die Silberbilder bekommen nun einen Lilaton, ohne irgendwie gestört zu werden. Ueberdies treten nicht selten massenhaft die Neuroglia- und Nervenzellenkerne hervor. Leider gelingen gute Doppelfärbungen selten.

Bei dem Einlegen der Stücke aus der Silberlösung in Spiritus zur Härtung müssen sie durch Fliesspapier abgetrocknet werden, zu gleicher Zeit werden sie von oberflächlichen Niederschlägen befreit. Die Procedur soll natürlich sehr schonend ausgeführt werden. Die zum Schneiden bestimmten Stücke müssen in mit starkem Alkohol benetzter Leinwand oder in Hollundermark eingewickelt sein, oder sie werden mit Celloidin durchtränkt (in letzterem Falle müssen die Celloidinblöcke mit den Hirnstücken in Chloroform erhärtet werden), und so werden sie

in das Mikrotom eingeklemmt und geschnitten, indem das Messer mit reinem starken (90—95 %) Alkohol zu benetzen ist. Die fertigen Schnitte werden nun in demselben Alkohol gesammelt und dann durch Terpentinöl oder eine Mischung von gleichen Theilen Kreosot und Xylol aufgehellt. Meist aber helle ich sofort mit dem Einschlusslack selbst auf. Zum Einschliessen benutzte ich mit Vortheil einen Resina-Sandarack-Lack[1]). Ich stelle selbst letzteren Lack in zwei Concentrationsgraden her: einmal löse ich 25—30 gr reinsten Sandarackharz in 40—50 cbcm absoluten Alkohols auf (Lack Nr. II). Dann verdünne ich eine Portion desselben Lackes noch mit einem Theile Alkohol (Lack Nr. I), da ich es praktischer gefunden habe, die Aufhellung mit der verdünnten Lösung zu beginnen. Da der Lack die Fähigkeit hat, die Schnitte aufzuhellen und zu gleicher Zeit einzuschliessen, so kann man bequem auf einem grossen Objectglase vermittelst desselben Lackes 10 bis 50 Rückenmarkschnitte auf einmal einkitten. Mittelst eines guten biegsamen Spatels führt man die Schnitte direkt aus dem Alkohol auf den Objectträger über. Sobald der Alkohol fast ganz vom Glase verdunstet ist, übergiesst man die Schnitte mit dem Lacke Nr. I und lässt das Glas horizontal bei Zimmertemperatur oder im Termostaten ruhig liegen. Sobald der Lack ganz flach ausgebreitet und eben eingedickt ist, erscheinen die Schnitte gut aufgeklebt und sind schon etwas aufgehellt, so dass sie bei schwacher Vergrösserung durchmustert werden können. Jetzt folgen neuere Uebergiessungen mit dem Lacke Nr. II, indem man denselben mit einem dicken Glasstabe sehr schonend und flach ausbreitet und wieder den Objectträger horizontal ruhig liegen lässt. Niemals braucht man bei der Procedur irgend welchen Pinsel, um Luftbläschen fortzuschaffen. Je feuchter die Luft ist, desto schwerer hellt der Lack auf und dickt ein. Jedenfalls geht die Verdunstung der Sandaracklösung so schnell von statten, dass die mit Lack bedeckten Schnitte schon nach $^1/_4$—$^3/_4$ Stunden fertig sind, d. h. der Lack mehr oder weniger eingedickt und alle die Schnitte in idealer Weise aufgehellt sind. (Die Luftbläschen, welche bei dem Uebergiessen der Schnitte mit Lack

1) In St. Petersburg bei der Firma Marks (früher Poytenlingh), Gorochowaia Nr. 39 zu haben.

entstehen können, entferne ich nach einiger Eindickung des Lacküberzuges mit einem Tropfen absoluten Alkohols. Indem letzterer über der Lackdecke zerfliesst, werden die Luftbläschen entfernt, der Alkohol aber stellt die glatte Lackebene wieder her.)

Es giebt aber einen Uebelstand bei dem Lacke, nämlich, dass mit vollkommener Eindickung stellenweise Sprünge entstehen, was man möglichst sofort beseitigen muss, indem man über den Lack noch eine oder zwei dünne Schichten von sehr flüssigem Damarlack- oder Canadabalsamlösung in Benzin aufgiesst und dann die Objectträger im Schrank oder Kasten horizontal für einen Tag liegen lässt. Nach der Balsamüberziehung sind die Präparate vollkommen fertig. — Fertige Objectträger bedecke ich endlich mit dickeren Etiquetten oder schneide aus dickerem Carton eine der Form der Objectträger entsprechende Platte, in welcher in der Mitte, gemäss der Zahl und Anordnung der Schnitte eine runde oder viereckige Oeffnung ausgeschnitten ist, und klebe die Platte dem Objectträger mit dem Lacke Nr. I an. Speciell für dickere Schnitte brauche ich die von mir vorgeschlagenen Holzobjectträger, in welchen auch eine viereckige Oeffnung geschnitten ist. In diese Oeffnung ist das Deckgläschen wie in einen Fensterrahmen eingefasst (10, b). Den Schnitt nun bringe man auf das Deckgläschen, bedecke ihn, wie oben gesagt wurde, mit dem Lacke (Sandarack), und sobald der Schnitt angeklebt und aufgehellt ist, untersucht man ihn von beiden Flächen.

Ueber die Imprägnation mit Sublimat nach Mondino-Golgi will ich hier speciell nicht handeln, denn im Verhältnisse zur Silbermethode nimmt sie viel Zeit in Anspruch und gibt Bilder, welche den durch Silber hervorgerufenen nachstehen. Cox, dessen Verfahren (12) mir nicht sonderlich empfehlenswerth erscheint, bringt als Einschlussmittel auch Sandarackharzlösung in Anwendung. Meine Methode dürfte aber wohl die einfachere sein.

Ich füge noch an, dass der von mir empfohlene Sandaracklack sich auch trefflich zur Aufhellung und Einkittung anderer histologischer sowie embryologischer Präparate eignet, von letzteren vorzüglich für ganze Keimscheiben von Hühnerembryonen; nur müssen dieselben mit Farbstoffen tingirt werden, welche in Spiritus ungelöst bleiben. Ich habe in neuester Zeit auch die

von Mersier mitgetheilte[1]) Upson'sche Methode geprüft und kann dieselbe sehr empfehlen, obwohl sie nicht beständige Resultate liefert. Sie eignet sich am besten für Stücke, welche, aus Chromsalzlösungen kommend, längere Zeit in Spiritus verweilt haben.

II. Das Neurogliastützgerüst.

Structur der Neurogliasubstanz. „Die genauere Analyse dieser Sustanz," sagt Toldt auf pag. 180 der 3. Auflage seiner Gewebelehre, „begegnet ganz ausserordentlichen Schwierigkeiten und dies ist Ursache, dass trotz der angestrengten Arbeit hervorragender Histologen (Henle, M. Schultze, Kölliker, Deiters, Golgi, Ranvier, Schwalbe, Gierke) noch kein unbestrittenes Ergebniss erzielt worden ist." Und diese „Schwierigkeiten" — möchte ich hinzufügen — sind um so weniger zu beseitigen, als manche Forscher am liebsten das centrale Nervensystem an Schnitten erhärteter Gewebe untersuchen, nicht aber an Zupfpräparaten, welche schon durch die Untersuchungen Ranvier's (13, b) und Gierke's (14) unsere Aufmerksamkeit auf sich ziehen müssen.

Von den verschiedenen Ansichten über die Neurogliasubstanz herrschen nun die, dass in den weissen Strängen des Rückenmarks die Neuroglia hauptsächlich aus den Deiters-Boll'schen vielstrahligen Zellen und Fasern besteht, in den grauen Theilen aber nicht nur aus der geformten, sondern auch aus der „ungeformten" Substanz, die nach Gierke als „homogen, structurlos und von weicher aber fester Consistenz" anzusehen ist. „Die ihr gewöhnlich zugeschriebenen Einlagerungen, die „Molekel" (Körnchen) „existiren nicht." Nach der Ansicht Ranvier's aber (13, b), stellt die Neurogliasubstanz einfach ein Geflecht feiner Fribrillen vor, welche mit protoplasmatischen kernhaltigen Zellen verbunden sind, jedoch so, dass sie das Protoplasma frei durchsetzen, nicht als Ausläufer desselben erscheinen; es kann ein und dieselbe Gliafaser mehrere Zellenleiber durchsetzen. Gegenüber dem hat Golgi die Ansicht von der Existenz wirklicher, mit zahlreichen, nicht selten sehr langen Fortsätzen versehenen Deiters'schen Gliazellen (Cellula raggiata Golgi's), deren Aus-

1) Zeitschrift für wissensch. Mikroskopie, Bd. VII, pag. 474.

läufer eben das Neurogliageflecht bilden, vertreten. An dem Geflechte nehmen auch die Nervenfasern und die Protoplasmafortsätze der Nervenzellen Theil; es scheinen nach Golgi sogar die Nervenzellen mit den Gliazellen in Verbindung zu sein und finden sich letztere auch im Zusammenhange mit den Gefässen, was namentlich an Silberschnitten evident zu Tage tritt.

Die Rückenmarksgliazellen finde ich bei den höheren Wirbelthieren zweifacher Art (Taf. XIV). Einmal sind es Zellen (Fig. 1 b, 2 a), welche sehr feine, glatte, oder mit Varikositäten versehene lange Fortsätze entsenden (Fig. 1 c, 3 c); ein andermal haben sie etwas dickere, stark gekörnte Auswüchse (etwa wie sie bei den Pigmentzellenzellen vorkommen) (Fig. 2 b, 3 c′), welche nicht selten getheilt erscheinen. Die mit Magdalaroth oder Methylblau II tingirten Gliazellen haben einen fein punktirten Körper, enthaltend einen runden oder ovalen Kern mit Kernkörperchen und Chromatinfäden. Eine Karyokinese ist aber in demselben äusserst sparsam zu finden. Was nun die Punktirung anlangt, so beruht dieselbe theils auf kleinsten Körnchen, die im Zellkörper zerstreut sind, grösstentheils aber auf optischen Querschnitten der im Zellkörper beginnenden Fortsätze. Der Zellkörper hat eine abgeplattet-runde, ovale oder dreieckige Gestalt und es scheint, dass er blos dem Gliafaserfilze anliegt (Fig. 4 b′, c). Trotzdem, dass die Fortsätze der Gliazellen gar dünn sind, konnte ich an ihnen eine Röhrchennatur bemerken und glaube somit, dass diese Elemente, seien sie bindegewebiger, oder epithelialer (mesoblastischer oder ectoblastischer) Entstehung, jedenfalls ganz eigenartige Zellen sind. Jede Zelle bildet einen protoplasmatisch-keratoiden Körper und kann solche lange Fortsätze haben, dass einige von ihnen durch die ganze Dicke der weissen Substanz und theilweise der grauen unversehrt durchziehen.

Die Gliazellen von mehr körnigem, protoplasmatischem Aussehen findet man grösstentheils im noch in Entwicklung begriffenen Rückenmarke und im Gehirne (man vergl. darüber Vignal's Untersuchungen 26, a, b); die Zellen aber, welche schon mit den glatten und so zu sagen derben, jedenfalls nicht so zarten Fortsätzen versehen sind, kommen bei den erwachsenen Thieren vor, obschon auch bei letzteren die andern Zellenformen nicht fehlen.

Ich habe nie gesehen, dass die Fortsätze in den Kern der

Zelle einträten oder vom Kern ausgingen, wie es Ranvier glauben will; wohl aber dringen die Fortsätze oder Röhrchen ins Innere der Zellkörper ein oder gehen direct von den Rändern des Zellprotoplasma aus und breiten sich dann gerade oder wellenartig aus (Fig. 2). Die Beweise von der Röhrchennatur der Gliazellenfortsätze entnehme ich: 1) den oben angeführten optischen Querschnitten derselben, welche mehr oder weniger Durchschnitten anderer thierischen Capillarkanälchen, z. B. Knochenkanälchen gleichen; 2) einem besonderen derberen („Keratoiden") Habitus der Fortsätze, einem Habitus, der dem der feineren elastischen Fasern ähnlich ist, so dass einige Autoren (Gerlach), dieselben Fortsätze eben zu den elastischen Geweben des Gehirns zu zählen versuchten; 3) der äusserst leichten Imprägnirung der Gliazellen und ihrer Verlängerungen mit dichromsaurem Silberoxyd, von dem noch die Rede sein wird; 4) der Neigung der Gliazellen vermittelst ihrer Fortsätze im Rückenmarke, sowie überall im Hirne in engster Verbindung mit den Blutgefässen zu stehen, obschon die Verbindung der Art ist, dass die Gliazellen im Zusammenhange mit der Wandung der Gefässe, nicht aber mit dem Lumen derselben zu sein scheinen, und 5) der Neigung der Gliazellen vermittelst derselben Fortsätze sich zu vereinigen und so fast durch das ganze Rückenmark ein ausgebreitetes äusserst dichtes und zartes netzartiges Geflecht zu bilden.

Ich sehe also den „Neuroglia-Nervenkitt" (Virchow's) als ein fundamentales Stütz- und vielleicht Nutritionsgerüst des Rückenmarks und Gehirns an, in welchem die Nervenfasern und Nervenzellen ihre Lage finden.

Einige dieser Sätze erfordern eine weitere Begründung und Erörterung. Was die chemische Beschaffenheit der Neuroglia anbetrifft, so verweise ich auf die bekannten Untersuchungen von Kühne und Ewald (15), sowie auf die Gierke'sche Arbeit.

An Zupfpräparaten der grauen Substanz des Rückenmarks, die in oben angegebener Weise behandelt wurden, bemerkt man zwischen den Nervenzellen und Gefässen ein wie Spinngewebe ausgebreitetes feines, netzartiges Geflecht dünner Fasern, welche von strahligen Neurogliazellen ausgehen (Fig. 1 a). Das Bild erinnert uns lebhaft an das fibrinöse Netz des Blutes, welches

z. B. nach der Methode Ranvier's hergestellt ist. Je frischer das Präparat ist und je früher das Zupfmaterial der Macerationsflüssigkeit entnommen wurde (2—4 Tage für Landois-Gierke'sche Flüssigkeit), desto entwickelter und besser tritt das Neurogliageflecht hervor. Und umgekehrt, nach längerem Aufenthalt der Stücke in der Macerationsflüssigkeit, schwinden die Gliafasern fast spurlos und es bleibt nur eine Körnelung als Zerfallproduct jener Fasern.

Untersucht man gut ausgefallene Präparate, wie z. B. Fig. 1 auf Taf. XIV, so bemerkt man grosse Verschiedenheiten sowohl in Bezug auf den Bau des Geflechtes, als auch auf die Dicke und die Anordnungsart der das Geflecht zusammenstellenden Fasern und der Vertheilungen der Gliazellen selbst. Die frei bleibenden Felder des Geflechts haben ganz unregelmässige Form und sehr verschiedene Grösse. Die Fäden des Geflechtes sind opak, nicht glänzend, ganz glatt oder körnig und im Vergleich mit denjenigen an erhärteten Querschnitten scheinen sie zart, mehr oder weniger gelockert. Die Versuche mit Zerzupfen weisen darauf hin, dass die Fäden dehnbar und elastisch sind; in den von mir gebrauchten Flüssigkeiten erhalten sich diese Eigenschaften der Neurogliafasern einige Tage unversehrt.

In dem Netze fand ich folgende morphologische Elemente: 1) die oben beschriebenen Gliazellen (Fig. 1 a, b, c), deren Fortsätze mit denselben anderer ähnlichen Zellen zusammenzuhängen scheinen, sich verflechten und so das netzartige Bild herstellen; 2) „freie runde und ovale Kerne", welche in Wahrheit nur die Reste der gelockerten und zerfallenden Zellen vorstellen (a''); 3) kleine körnige Anhäufungen an den Knotenpunkten der im Netze verfilzten Fasern (a'), — als Reste des noch erhaltenen Protoplasma der kleineren Gliazellen, und 4) grosse körnige Haufen, welche massenhafte Kerne in sich enthalten und nur aus nicht ganz aufgelockerten und nicht zerzupften Neuroglianetzen bestehen. — Diese scheinbar körnige Haufen gleichen ganz den bekannten „körnig-gelatinösen" Substanzen der Hinterhörner und des Canalis centralis des Rückenmarks und haben das Aussehen der letzteren Hirnstellen, wie sie sich an den Querschnitten aus bichromsaurem Kali und Alkohol immer vorfinden.

Betrachtet man aber solche Schnitte des Rückenmarkes, wie sie nach dem Golgi'schen oder Ramón y Cajal'schen Ver-

fahren gut imprägnirt sind, so ist ersichtlich, dass beide obigen körnig-gelatinösen Substanzen gar nicht das „körnige" Aussehen haben, sondern aus einem dichten Geflechte von Neurogliafasern und Verästelungen der Protoplasmafortsätze von Nervenzellen und Nerven selbst bestehen, kurz aus allen den morphologischen Bestandtheilen, die an den Zupfpräparaten vom grauen Theile des Rückenmarks gefunden werden (vergl. Fig. 1 mit 6 und 7).

Jetzt ist die Frage zu erheben: ob das von mir beschriebene ein wirkliches Netz (Gierke) ist, oder nur ein dichtes Geflecht darstellt, wie z. B. Golgi auf Grund der Silberbilder betont.

Ich finde die Gierke'sche Meinung nicht ganz zutreffend, weil nur die Zupfpräparate, und bei weitem nicht bei allen Thieren, uns solche Bilder geben, welche man als „Netz" betrachten kann. Am vorzüglichsten bei dem Kalbe und namentlich in der grauen Substanz des Rückenmarks findet man in der That solche netzartige Structur. Die in der weissen Substanz, aber auf dem Wege der bekannten Neurogliasepten liegenden strahligen Gliazellen entsenden viel längere Fortsätze in der Richtung der Pia und der grauen Substanz des Rückenmarks, die Fortsätze begegnen und verflechten sich mit einander, bilden aber kein Netz, sondern nur ein wirres Geflecht.

Von der Betheiligung der Nervenzellen an dem Neuroglianetze oder Geflechte ist est bekannt, dass Golgi in demselben eine Verzweigung der protoplasmatischen Fortsätze findet und die letzteren mit den Neurogliazellen, sowie mit den Blutgefässen in Zusammenhang bringt. Meiner Erfahrung nach aber ist die Meinung Golgi's betreffend die Nervenzellen, trotzdem sie in einer Arbeit seines Schülers Martinotti (16) eine Bestätigung gefunden hat, sehr zweifelhaft. Ich finde nämlich die genannten Fortsätze der Nervenzellen in keiner Verbindung weder mit Gliazellen, noch mit Blutgefässen (man vergl. Fig. 1, d), wohl aber hangen die Gliazellen und die Gefässe fast überall unter sich zusammen (Fig. 3c, c', d).

Manchmal treten die Fäden von einer und derselben Gliazelle mit zwei oder drei nebenliegenden Gefässen in Verbindung. Auch entspringen einem und demselben Gefässe mehrere einfache oder büschelartige kurze Sprossen oder Stacheln, die mehr oder weniger den Sprossen bei der Entwicklung der Blutcapillaren

gleichen. Die Fasern der Sprossen hangen mit den Neuroglia-zellen zusammen. Endlich gibt es nicht selten auch solche Bilder, wo einer Stelle der Gefässwand eine von den Gliazellen platt angelegt und mit der Wand verkittet zu sein scheint.

An den Quer- und Längsschnitten des in Chromsalzen erhärteten und mit verschiedenen Farbstoffen tingirten Rückenmarkes sind die eben beschriebenen Verhältnisse der Neuroglia zu den Gefässen nur selten zu sehen, öfter aber an den Zupfpräparaten mit dem Unterschiede, dass hier alle die Beziehungen nicht so exact erzielt werden können, als es bei der Silberimprägnation der Fall ist. In dem grossen und kleinen Gehirn (namentlich in den pedunculus cerebelli) habe ich immer dieselben Verhältnisse gefunden, also muss man dies wohl als vollkommen bewiesen betrachten. Die ungenügenden Ergebnisse an den einfach mit Farbstoffen tingirten Schnitten, Ergebnisse hinsichtlich der Neurogliazellen, namentlich ihrer Fortsetzungen und Beziehungen zu den Gefässen erklärt sich durch Schrumpfung und schwächere Färbung der Zellenfortsätze.

Von den Forschern, welche einen Zusammenhang zwischen Gliazellen und Gefässen gesehen haben, erinnere ich an Gierke (14, Bd. XXVI, pag. 221), Golgi, Petrone (Die Gliazellen des Nervus opticus, 29, Taf. II, Fig. 2) und in letzterer Zeit Buchholz (17, pag. 385). Von einer besonderen Form der Gefässwandungen des Gehirns, namentlich von dem Besitze einer Reihe von Sprossen, Stacheln etc., die wahrscheinlich abgerissene Fortsätze der Gliazellen darstellen, sprechen auch A. Key und Retzius in ihren berühmten „Studien in der Anatomie des Nervensystems“ (18, erste Hälfte, pag. 150). Doch sind die Bilder der Autoren nicht hinreichend, weil sie für ihre Studien noch kein Imprägniren durch Dichromsäuresilber in Anwendung bringen. Es ist aber sehr bemerkenswerth, dass nach der Imprägnation alle die gefärbten Zellen mit ihren Ausläufern, sowie die Gefässe mit den oben beschriebenen Sprossen, Stacheln u. dergl. nicht nur scharf braun oder braun-schwarz gefärbt sind, sondern es scheinen auch alle die Dimensionen der Elemente grösser, wesshalb die letzteren leichter als sonst durch die ganze Ausdehnung der Rückenmarkschnitte aufgefunden und verfolgt werden können.

Beziehung der Neurogliazellen zu der Pia

und dem Epithel des Centralkanals. An den Silberschnitten sieht man auch eine ausgezeichnete Färbung der Pia und des Epithels des Centralkanals (Golgi, Ramón y Cajal, Kölliker, v. Lenhossek, Retzius). Die Pia erscheint immer tief schwarz und entsendet in die weisse Substanz, sowie in beide Hirnspalten schwarz gefärbte, bindegewebige Falten und Blutgefässe, mit denen die Gliazellen innig zusammenhängen. Von den Piafalten verdient besondere Aufmerksamkeit diejenige, welche in den Fissuren mit den Gefässen eingelagert ist. Wie an der Fig. 7 (Taf. XVI) abgebildet ist, besteht die Pia aus einer Reihe von tief geschwärzten Fasern (Pcc — P′cc), welche geradlinig oder zikzackig oder wellenförmig und mehr oder weniger einander parallel in den Furchen zwischen den weissen Strängen der Rückenmarkshälften verlaufen und das Piagewebe (P, P′) mit dem Epithel des Centralkanals (Cc) verbinden. Diese bemerkenswerthe Thatsache ist der Art, dass es sich hier um einen wirklichen Uebergang der Epithelformationen in die des Bindegewebes handelt. Fast an jedem gelungenen Präparate bemerkte ich die Fähigkeit des dichromsauren Silberoxyds, nicht nur die Nerven, die Glia- und Nervenzellen zu imprägniren, sondern sich auch in den Epithelzellen des Centralkanals abzulagern.

Die Ablagerung des Silbersalzes geschieht in dem Protoplasma der Epithelzellen, welche sich mit ihren Auswüchsen tief schwarz färben und nur der Zellkern, wie es auch bei den Nervenzellen nicht selten der Fall ist, bleibt völlig ungefärbt. Somit bildet das Epithel um den Centralkanal herum einen charakteristischen Kranz, bestehend aus schwarzen spindelförmigen und cylindrischen Zellen. Einige, namentlich innere oder cilientragende Fortsätze der Zellen berühren den Centralkanal selbst, andere, äussere, dagegen laufen in der grauen Substanz und dringen in beide Fissuren ein (Fig. 7 cc). Also theilt sich das Epithel des Centralkanals in vier histologisch verschiedene Bezirke: Zwei laterale substantiale und zwei mediale fissurale.

Von den Zellen der medialen Bezirke gehen dünne, sich theilende Fortsätze aus, die in lange, tief schwarze Fäden sich hinziehen und so in beiden Fissuren ein Büschel wellenartiger Fasern ausmachen. Die Fasern verbinden eben das Epithel des

Centralkanals mit der Pia in medialer Richtung. Einige von den Zellen der lateralen Bezirke biegen mit ihren fadenförmigen Fortsätzen noch nach der Richtung der Fissuren um und haben die Neigung mit den Fäden des Hauptbüschels sich zu vereinigen, wodurch die Fadenbüschel beider Fissuren eine conische Form erhalten.

Anders verhalten sich die Epithelzellen der lateralen Bezirke. Sie haben auch dünne, verzweigte Fortsätze, aber die letztern verflechten sich mit den Verästelungen der Gliazellen, welche den Centralkanal umkränzen und sie scheinen sich dann in die graue Substanz des Rückenmarks zu verlieren. Ich habe nie beobachtet, dass die Verlängerungen der lateralen Epithelzellen durch das ganze Rückenmark bis an die, die Seitenstränge bedeckende Piaschicht durchgelaufen wären, doch will ich die Möglichkeit nicht in Abrede stellen. Allein, es liegt das Bemerkenswerthe vor uns, dass die Epithelzellen des Centralkanals, gleichend den Neurogliazellen, einen nicht unbedeutenden Theil an dem Bau des Rückenmarksstützgerüstes nehmen und neben den Gliazellen mit der Pia im engsten Zusammenhange stehen.

Diese Beobachtungen stehen im Einklange mit denen von Ramón y Cajal (9a, Taf. XI, Fig. 1), sowie mit denen Kölliker's, indem der Letztere sagt: „In dem Marke" (der Schaf- und Schweinsembryonen) „durchziehen Ausläufer der sogenannten Epithelzellen des Centralkanals in kürzerem und längerem Verlaufe je nach den verschiedenen Gegenden das ganze Mark und enden an dessen Oberfläche dicht an der Pia mit kleinen oder grösseren Verbreiterungen" (Kölliker, 19c, pag. 7).

Soviel über die Glia- und die Epithelzellen des Rückenmarks der höheren Wirbelthiere.

Von der Gliasubstanz des Rückenmarks der Amphibien. Seit den bekannten Untersuchungen Stieda's (20) ist das Rückenmark der Amphibien, namentlich der Frösche, in histologischem Bau bis jetzt ausführlich und besonders vermittelst der neueren Golgi'schen Methoden nicht untersucht. Auch Golgi, Ramón y Cajál und andere Forscher, welche die Silbermethode angewandt haben, erwähnen gar nicht des Amphibienrückenmarks. Oyarzun (21) hat das

Vorderhirn der Amphibien kurz bearbeitet. Ich habe selbst keine Zeit gehabt, um die Amphibien hinreichend genau zu untersuchen und bitte deshalb meine Bemühungen in der Hinsicht nicht einer zu strengen Kritik zu unterwerfen, obschon die Bilder, welche ich erhalten habe und theilweise hier darzulegen versuche, zu den gelungensten zu zählen sind (Taf. XVII u. XVIII).

Die Neurogliasubstanz in dem Rückenmarke der Bufo-Species und der Rana temporaria, welche ich untersuchte, ist relativ gleichmässig zerstreut. Die Gliazellen haben eine zweifache oder dreifache Form und zeichnen sich im Vergleich mit denen der höheren Wirbelthiere durch bedeutende Grösse aus (Fig. 8A und 9a, g, 8B, zi). Eine Art derselben nimmt denjenigen ovalen Centralraum des Rückenmarks ein, welcher unter dem Namen „Substantia reticularis" bekannt ist (s. bei Stieda, 20, Taf. XVII, Fig. 1a und meine Fig. 8A, g). Ich werde den Theil des Rückenmarks als „Substantia glialis centralis" bezeichnen, weil in dem Raume mehr Gliazellen vorkommen als Nervenfasern und fast keine Nervenzellen.

Die Gliazellen des in Rede stehenden Raumes erinnern uns an die oben beschriebenen Epithelzellen des Centralkanals höherer Wirbelthiere, besonders aber an diejenigen Zellen, welche Oyarzun als „Keulenzellen" (vielleicht besser „Keilzellen"?) beschrieben hat (21, pag. 384). Im Rückenmarke des Frosches haben sie eine unregelmässig länglich-ovale oder birnförmige Gestalt mit abgestumpfter Basis gegen den Centralraum des Markes und langen peripherischen Fortsätzen, welche zahlreich sich verästeln und so die ganze graue Substanz, sowie die weissen Stränge durchziehen. Die zweite Art der Gliazellen (Fig. 8A, a, 8B, zi) gleicht sehr den Pigmentzellen (obschon sie mit diesen ja nicht zu verwechseln sind). Sie sind gross, strahlenartig oder sternförmig verästelt; die Verästelungen ziehen in Form körniger, dann glatter und scharf ausgeprägter Fasern durch die graue Substanz des Rückenmarks, dringen ferner in die weissen Stränge hinein, wo sie mit den Stieda'schen „stiftförmigen" Fasern der Pia zusammenhangen (Fig. 8B, za). Die dritte Form der Gliazellen stellen die eben genannten „stiftförmigen" Fasern dar, welche, meiner Erfahrung nach, keine Fasern, sondern fasernartige Zellen sind. Sie bestehen nämlich aus einem in die Länge sehr ausgedehnten, stiftförmigen

Zellenkörper, der mit der Substanz der Pia verkittet ist, und aus sehr langen und dünnen faserähnlichen Verlängerungen, welche als „stiftförmige Fasern“ die weisse Substanz durchziehen, um sich mit den unterliegenden Gliazellen zu verbinden. Endlich bemerkt man unter resp. vor dem Canalis centralis ein Conglomerat kleiner Gliazellen (Fig. 8 A, *a*), die alle durch Silberoxyd gefärbt werden und so eine grosse Masse bilden. Von dieser nun gehen in die beiden unteren Hörner des Rückenmarks unzählige dünne Fasern aus, von welchen ein Theil, wie im Marke der höheren Wirbelthiere, in die untere-obere Markspalte (untere Fissur) eintritt und mit der Pia sich verbindet. Es sind indessen nicht nur in gewissen Stellen des Rückenmarks, sowie des grossen Gehirns verschiedener Thiere solche Conglomerate der Gliazellen aufzufinden, sondern sie können zerstreut in verschiedenen Stellen der grauen als auch der weissen Substanz vorkommen (z. B. bei a auf der Fig. 10, Tafel XVIII). Da ich die Zellenanhäufungen auch in gelungenen Zupfpräparaten mitunter gesehen habe, so bin ich der Ansicht, dass dies Vorkommen nicht von einfachen Silberniederschlägen hervorgerufen ist, sondern präexistirt und noch weitere Untersuchungen verdient. Aehnliche Conglomerate von Neurogliazellen hat auch Vignal (26, b) von dem noch in Entwickelung begriffenen Hirne des Menschen wahrgenommen (l. c. Tafel 6).

III. Die Nervenzellen und Nerven in ihrem Bau und ihrer gegenseitigen Beziehung.

Die Nervenzellen des Rückenmarkes, seien sie von beiden Hörnern oder vom medialen Theile der grauen Substanz isolirt, zeigen immer eine Strichelung, sobald sie frisch entnommen waren. In Betreff der Strichelung oder Streifung, welche nach den Untersuchungen von Waldeyer (22), Max Schultze (23), Axel Key und Retzius (18 a), Hans Schultze (24), Ranvier (13 a), Kupffer (25), Vignal (26 a) und anderen als fibrilläre Structur der Nerven und Nervenzellen schlechthin anerkannt ist, bin ich nunmehr zu folgenden Ergebnissen gelangt. Von wirklichen, fadenartigen und isolirbaren Fibrillen in den Körpern der Nervenzellen sieht man nichts, wohl aber zeigt das „Zellprotoplasma“ eine reihenartige Körnelung, innerhalb

ein grosser Kern mit Kernkörperchen und mit noch unbekannten anderen Körnchen (Gaules „Plasmosomen" und „Karyosomen") liegt (Tafel XIV, Fig. 1 und 4 d).

Bemerkenswerth ist es, dass der Kern bei Anwendung der Silbermethode bisweilen sich gar nicht färbt, und wenn das Protoplasma der Zellen vollkommen geschwärzt ist, dann tritt der Kern wie ein ganz heller Kreis oder wie eine helle, manchmal regelmässig runde oder ovale Oeffnung in dem Zellkörper hervor (Tafel XV, Fig. 6 k, Tafel XVI, Fig. 7 k). Bei unvollkommenem Imprägniren des Zellprotoplasmas erscheint in der oberflächlichen schwarzen oder braun-schwarzen Schichte desselben eine netzartige Structur, die auch in den dickeren zelligen Fortsätzen bemerkbar ist (Tafel XIV, Fig. 3, b).

Man findet nämlich im Protoplasma ein Gitter von braunschwarzen und sehr kurzen Bälkchen oder Stäbchen, die aber mit den Fibrillen der Zellen kaum etwas zu thun haben: die Bälkchen sind dafür zu grob, ganz unregelmässig vertheilt und kommen in ähnlicher Zeichnung auch in den Wandungen der Blutgefässe vor.

Bekanntlich sind seit Deiters unsere Kenntnisse von den Nervenzellen soweit fortgeschritten, dass man fast allgemein die „protoplasmatischen" und „axencylindrischen" Fortsätze der Zellen unterscheidet; obschon selbst Deiters an den ersteren Zellenverlängerungen feine Aestchen gesehen und abgebildet hat, die er auch als nervöse Bestandtheile, namentlich als Theile des Axencylinders zu betrachten versucht. Deiters sah nämlich die feinsten Verästelungen der Protoplasmafortsätze bisweilen von einer dunkelrandigen doppelten Contour umgeben und dieselben in einzelnen Fällen sich selbst noch weiter theilen. „Wäre Deiters noch einen Schritt weiter gegangen", wie es richtig Gerlach angiebt (2, pag. 683), „so hätte er zur Entdeckung des feinen Nervenfasernetzes der grauen Substanz gelangen müssen", eine Entdeckung, die nun Gerlach selbst gethan.

Dagegen hat in späterer Zeit Golgi nicht nur das Gerlach'sche Netz in Abrede gestellt, sondern auch die Unterschiede zwischen den beiden Arten von Nervenzellenfortsätzen soweit durchgeführt, dass nach ihm die axencylindrischen Fortsätze allein nervöse Verlängerungen der Nervenzellen darstellen sollen, die protoplasmatischen aber mit dem Zellenkörper selbst nur eine

nutritive, nicht nervöse Bedeutung hätten. Den von Deiters entdeckten nervösen Aestchen legt Golgi keine Bedeutung bei. Es ist aber sonderbar, dass Golgi seine Theorie hauptsächlich auf die Untersuchungen des grossen Gehirns basirt, wie das aus seiner Arbeit: „Sulla fina Anatomia degli organi centrali etc.“ (6) ersichtlich ist. Was aber das Rückenmark anbetrifft, so spricht er sich darüber nur beiläufig aus und erst 1890 im „Anatomischen Anzeiger“ (6, b) giebt er uns seine früheren Untersuchungen über das Rückenmark, Untersuchungen, die meiner Ansicht nach gar nicht weiter seine Hauptergebnisse bekräftigen.

Die Beobachtungen jedoch von Kölliker, Ramón y Cajal und mir über das Rückenmark geben uns nicht wenige Facta, welche man nicht anders erklären kann, als wenn wir voraussetzen, dass alle die Verlängerungen der Nervenzellen mit Nerven in Verbindung treten können und somit nervöser Natur seien.

In obigen Zeilen war die Ansicht ausgesprochen, der Körper der Nervenzellen zeige keine eigentliche fibrilläre Structur. Es ist jedoch kein Grund, um in den Zellenkörpern eine fibrillenähnliche (oder „fibrilloide“ — Ballowitz, 27) Structur zu leugnen, da in einzelnen Fällen die Körnchen in den Zellen so gelagert sind, dass ein fibrillenähnliches Bild ins Auge springt (Tafel XIV, Fig. 1 und 4 d. Man vergl. darüber auch bei Vignal, 26, a, Tafel 9, Fig. 34, 35). Ferner sieht man in den Ausläufern der Nervenzellen — seien sie protoplasmatische oder axencylindrische Fortsätze — wie die oben angegebenen Körnchen mehr und mehr zusammenrücken und so in diejenige Strichelung der Fortsätze übergehen, welche als „fibrilläre Structur“ anerkannt ist. An den isolirten Nervenzellen geben die mehr und mehr sich verästelnden Fortsätze auch solche Aestchen ab (Tafel XIV, Fig. 1 f, f'), welche man nicht anders als einzelne, oder zu zwei bis drei zusammengestellte Fibrilloidenbündel betrachten kann[1]).

Anders verhalten sich die axencylindrischen Verlängerungen

1) Indem ich bestrebt bin so viel als möglich der Wahrheit gemäss zu berichten, muss ich hinzufügen, dass solche Erscheinungen am häufigsten vorkommen, wenn die ausgewählten Rückenmarkstücke mehrere Mal in der Macerirungsflüssigkeit geschüttelt wurden, d. h. ich will damit sagen, dass bei der Gewinnung ähnlicher Verzweigungen einzelner fibrilloider Theile im gewissen Grade eine künstliche Zerfaserung der Zellensubstanz betheiligt ist.

der Nervenzellen. Wie schon Deiters richtig bemerkte, theilen sich die Fortsätze in der grauen Substanz des Rückenmarks nicht. Wenn an den in Rede stehenden Fortsätzen Theilungen vorkommen, so geschieht es nur, wenn die Axencylinder in die weissen Stränge, namentlich in die collateralen Nerven übergehen, um in die absteigenden und aufsteigenden Aestchen sich zu verzweigen (Ramón y Cajal, Kölliker). Nach den neueren Angaben von Ramón y Cajal, sowie Lenhossek (28) ist uns auch bekannt geworden, dass bei Hühnerembryonen es solche Nervenfasern giebt, „die aus lateralen Vorderhornzellen entspringend, durch das ganze Rückenmark, Hinterwurzel, Spinalganglien hindurch zur Peripherie verlaufen, ohne Verbindung mit den Ganglienzellen" und wahrscheinlich ohne Theilung. Es ist also möglich, zwei Arten von axencylindrischen Fortsätzen anzunehmen: eine, die früher oder später nervöse Aeste abgiebt und die andere, welche ungetheilt bleibt. Nach der Meinung Golgi's sollen die Axencylinderfortsätze sich immer theilen, wie es wirklich im grossen Gehirne zu sehen ist, und aus den wiederholten Theilungen sollen, wie im Gehirn, so auch im Rückenmark Netze entstehen. Die Protoplasmafortsätze nehmen nach Golgi an dem Nervennetze keinen Theil und gehen auch nie in Nervenfasern über. Sie sollen nur, wie oben gesagt wurde, „mit der Gliasubstanz in Verbindung stehen und nutritive Bedeutung haben" (Golgi).

Ich bin aber ganz entgegengesetzter Meinung und finde, dass wenigstens im Rückenmark sich die protoplasmatischen Fortsätze in das „Nervennetz" verästeln und mehrere von ihren Aesten in die Nerven der weissen Stränge und in die Wurzeln selbst übergehen; andererseits setzen sich einige von den Ausläufern direct und ungetheilt in die Nerven fort gleich den „Axencylindern" der Nervenzellen (Tafel XIV, Fig. 4, Tafel XV, XVI, XVII und XVIII). Der letzte Umstand lehrt uns: zwischen den protoplasmatischen und axencylindrischen Fortsätzen findet kein principieller Unterschied statt. Auf diesen Umstand hat auch Kölliker hingedeutet, indem er sagte (19, a, pag. 6): „die Protoplasmafortsätze könnten ja ebenso gut wie der Axencylinderfortsatz mit ihren letzten Enden in dunkelrandige Nervenfasern übergehen" . . . . und dann . . . . „zwischen den sogenannten Protoplasmafortsätzen und den Axen-

cylinderfortsätzen bestehen keinerlei Unterschiede". Und diese Kölliker'schen sowie meine Behauptungen gehören nicht nur den Dichromsäuresilberbildern an, sondern bestätigen sich durch die Schnitte und Zupfpräparate, welche nach ganz anderen, z. B. auch nach der Weigert'schen Methode, behandelt worden waren. Zeichnet man an ein und derselben Stelle des Papiers zwei Bilder, auf welchen Schnitte, entnommen von einer Region und von einem Thiere, zu sehen sind, Schnitte, von welchen aber der eine ein gelungenes Silberbild zeigt, der andere dagegen die mittelst Hämatoxylinkupferlack, Galeïn oder Magdalaroth ausgeprägten Nerven, oder nimmt man einen und denselben Schnitt, sobald er zwei der angegebenen Bilder darstellt, — so bemerkt man zur Erläuterung der Beziehungen zwischen den Nerven und Nervenzellen Folgendes (Tafel XV, Fig. 6, Tafel XVII, Fig. 8 A).

In dem Nervengewebe der grauen Substanz des Rückenmarkes unterscheiden sich zwei histologisch und physiologisch verschiedene Bestandtheile: einmal sind es die Nervenzellen mit ihren Ausläufern, deren Aestchen ein markloses „Netz" bilden, das andere Mal sind es Nerven resp. Axencylinder, die mit Myelinscheide bedeckt sind und theils Aestchen von myelinhaltigen Zellenausläufern darstellen, grösstentheils aber diejenigen myelinhaltigen Nerven sind, welche den collateralen Nerven beider Wurzeln, sowie der weissen Stränge angehören. Es ist mithin in der grauen Substanz des Rückenmarks ein eigentlich grauer Theil und ein weisser Theil zu unterscheiden. Wollte man aber die Golgi'sche Meinung annehmen, so müsste man den eigentlich grauen Theil des Rückenmarkes aus der Neuroglia mit Nervenzellen und deren Protoplasmafortsätzen bestehend betrachten, den weissen Theil der grauen Substanz aber nur aus den axencylindrischen Fortsätzen, die eine Myelinscheide besitzen. (Weiterhin wird noch die Rede davon sein, ob die an den mit Hämatoxylin, Galeïn oder Magdalaroth gefärbten und gebeizten Präparaten sich befindende Färbung der Nerven wirklich ihrer „Myelinscheide" angehört, oder es sich nur um die Ablagerung der Farbe in der Axencylindersubstanz selbst handelt.)

Welche von angegebener Theilung der grauen Substanz der Wahrheit näher ist, das ist eine Frage, die zur Zeit noch als offen anzusehen ist.

An Rückenmarks-, Gross- und Kleinhirnschnitten habe ich oft gesehen, dass die protoplasmatischen Fortsätze immer mehr oder weniger körnig sind, an den Rändern bürstenartig gezähnt, relativ dick, und dass sie charakteristische (dichotomische) Verästelungen haben. Die Aestchen strahlen theils von einem Pole (die Pyramidenzellen der Hemisphären, die Purkinje'schen Zellen des Cerebellum), theils von beiden Polen aus (die Pyramidenzellen des Ammonshorn). Umgekehrt haben die axencylindrischen Fortsätze überall ein mehr homogenes Aussehen. Von einer Zelle ausgehend, gewöhnlich in Form einer regelmässigen konischen Verlängerung des Zellenleibes (Golgi, Martinotti und andere), gehen sie durch die graue und weisse Hirnsubstanz wie dünne, glatte, mehr oder weniger gerade Fädern hindurch. Sie haben auch die Eigenschaft sich zu theilen, wie Golgi richtig angibt; der Modus der Theilung aber ist der Art, dass die abgehenden Aeste unter verschiedenem, öfters unter rechtem Winkel entspringen, nicht selten mit den nebenlaufenden Aesten der anderen Nervenfasern anostomosiren, so ein dichtes Nervennetz im Gehirn, Ammonshorn, Cerebellum u. s. w. bildend und darauf in die markhaltigen Fasern übergehen.

So verhalten sich die Zellenfortsätze beider Art im grossen Gehirn. Auch im Rückenmarke kann man einen Unterschied zwischen den beiderartigen Fortsätzen entdecken, allein nicht bei jeder Zelle, nicht an allen Stellen, ja, nicht in allen Präparaten; und fast von jeder Zelle des Rückenmarks gehen so viele Fortsätze ab, dass es gar nicht möglich ist, alle diese als Axencylinder anzunehmen (Fig. 6, 7, 8A, 9, 10). Wenn aber Martinotti angibt (16, pag. 76), um die Theorie Golgi's zu bekräftigen, dass die Protoplasmafortsätze „keine Tendenz" hätten zu denjenigen Hirnbezirken hinzulaufen, wo sich die Nervenfasern vorfinden, — so ist diese Behauptung unrichtig und irrthümlich, weil wir in dem grossen Gehirn und im Rückenmarke (eben in den Hirnwindungen und in den weissen Strängen) fast an jedem gelungenen Präparate finden, wie die meisten von den Protroplasmafortsätzen zu denjenigen Theilen hinlaufen, wo Nerven, namentlich markhaltige Fasern vorhanden sind. Bei anderen Methoden sowie an den Zupfpräparaten konnte ich auch keinen nennenswerthen Unterschied zwischen den beiderlei Zellenfortsätzen wahrnehmen. Nimmt man noch dazu, dass in den

Spinal- sowie in anderen Nervenganglien, wo die bipolaren Nervenzellen sich finden, Niemand daran denkt, den einen dieser Zellenfortsätze für einen Protroplasma-, den anderen für einen Axencylinderfortsatz anzunehmen, so ist ersichtlich, dass die schon von Deiters eingeleitete Eintheilung der Nervenzellenfortsätze nur mit grosse Reserve noch fest zu halten ist, wenn sie nicht gar aus der histologischen Terminologie auszuschliessen wäre.

Jedenfalls finde ich die Meinung Golgi's und Martinotti's über die nichtnervöse Bedeutung der Protoplasmafortsätze und über das Nichtübergehen derselben in die Nerven ganz unzutreffend und werde dasselbe gleich beweisen, indem ich die Leitungsbahnen des Rückenmarks in Verbindung mit den Nervenzellen möglich genau darzustellen versuche.

Macht man eine ganze Reihe von Quer- und Längsschnitten eines gut mit dichromsaurem Silberoxyd imprägnirten Rückenmarkes, die nicht zu dünn sein dürfen, so wird man zwischen den Zellen, die deutlich in Verbindung mit den Nerven zu Tage treten, folgende als oft vorkommende und vielleicht typische bei den höheren Wirbelthieren auffinden (Fig. 6 und 7).

1) Zellen der vorderen-unteren Hörner und des medialen Theiles des Rückenmarkes, die einen Theil ihrer Fortsätze an die vordere Commissur, die anderen an die Vorder- und Seitenstränge, sowie an die vordere Wurzel absenden.

2) Zellen derselben Hörner, die knapp an den Seitensträngen liegen und einige von ihren Ausläufern an der inneren Seite der Seiten- und Vorderstränge bogenförmig gehen lassen und darauf in die angegebenen Stränge, in die vordere Commissur und vorderen Wurzeln umbiegen[1]).

3) Zellen des medialen Theiles, deren Fortsätze in die hinteren Hörner, hinteren Stränge und in die beiden Commissuren ziehen.

4) Zellen des vorderen und medialen Theiles, deren Fortsätze in die hinteren und vorderen Wurzeln eintreten.

5) Zellen der hinteren-oberen Hörner, deren Fortsätze in die hinteren Stränge und hinteren Wurzelnerven übergehen. Die Beziehungen von sensiblen Wurzel- oder Strangfasern zu den ent-

1) Die Bezeichnungen „vordere" — „untere" und „hintere" — „obere" erlaube ich mir hier und da promiscue zu gebrauchen.

sprechenden Nervenzellen haben die Forscher (z. B. Kölliker, Ramón y Cajal) nicht beobachtet, doch fand ja Kölliker (19c, pag. 7) „in seltenen Fällen Zellen der substantia gelatinosa, deren Axencylinderfortsatz eine kurze Strecke weit dorsalwärts verlief und dann abgeschnitten endete“. Ich habe die Gelegenheit gehabt, die fragliche Beziehung, sobald die Wurzelfasern etwas schräg durchschnitten waren, ziemlich genau zu verfolgen (man vergl. z. B. meine Fig. 7).

6) Zellen des neben den hinteren Hörnern liegenden Theiles, deren Fortsätze theils auch in die hinteren Wurzeln, theils in die hinteren Stränge hinziehen.

Bei dem Rückenmarke von Bufo ist mir gelungen (Fig. 8 A)

7) solche Zellen zu sehen, deren Fortsätze zwischen den vorderen und hinteren Strängen sich erstrecken und den einen ihrer Fortsätze in die hinteren, den anderen in die vorderen Stränge hineinlenken.

8) Zellen, von welchen einige mehrere ihrer Fortsätze zu den vorderen Strängen und vorderen Wurzeln, die anderen zu den hinteren und wieder andere zu den Seitensträngen hinschicken. Die Zellen liegen grösstentheils an der inneren Seite der weissen Stränge und haben bisweilen sehr grosse Dimensionen. Einige von den Fortsätzen der Zellen sub Nr. 7 und 8 laufen auch in die Commissuren.

9) Kleine Zellen, welche relativ dünne Fortsätze haben und theils dieselben in die hinteren und vorderen Stränge, theils in die Commissurfasern und in das Nervennetz der grauen Substanz entsenden.

Speciell an den Längsschnitten des Buforückenmarkes finde ich a) in sagittaler Ebene (Fig. 10):

10) Zellen, deren Fortsätze in die oberen-hinteren und vorderen Stränge (os, us) umbiegen und hier ungetheilt oder getheilt (in vordere und hintere Aestchen) weiter verlaufen.

11) Zellen, deren Fortsätze die graue Substanz in weiter Strecke durchziehen und einerseits in das graue Nervennetz übergehen, andererseits in die weissen Stränge eindringen.

b) in medial-frontaler Ebene (Fig. 9):

12) Zellen, deren Fortsätze zum Theil neben dem Centralkanal der Länge des Rückenmarks nach hinlaufen, zum Theil aber in die Seitenstränge umbiegen, wo sie sich auch theilen

können, oder sie theilen sich schon früher und lassen alsdann ihre Aeste in die Seitenstränge ziehen.

Es ist jetzt Sache des Experiments zu prüfen, welche von den hier angegebenen Leitungsbahnen den bisher bekannt gewordenen Bahnen entsprechen, und welche von den Bahnen noch unbekannt sind und weiterer experimenteller Prüfung bedürfen.

Die Frage über das sogenannte graue Nervennetz. Bei der Untersuchung all' der in Rede stehenden Quer- und Längsschnitte bemerkt man fast überall einen Theil der protoplasmatischen Fortsätze gleich den axencylindrischen mit denjenigen Fasern in Verbindung, welche das sogenannte Nervennetz der grauen Substanz ausmachen und an den Silberpräraten zu erkennen sind.

Vorerst möchte ich darauf aufmerksam machen, dass von dem Netze wie von dem Neuroglianetze schwer genau zu ermitteln ist, ob es ein wirkliches „Netz" oder Geflecht darstellt. Das sogenannte graue Nervennetz fand ich entwickelter in der grauen Substanz der hinteren Hörner, wo dasselbe durch die reichen Verästelungen der hier sich findenden kleineren Nervenzellen hergestellt ist (Fig. 6 und 7, hintere-obere Hörner ow). Da diese kleinen Zellen, im Vergleich mit denen der vorderen Hörner, auch kürzere Ausläufer haben, so nimmt das von ihnen hergestellte Netz einen geringeren Raum ein.

Die Fasern oder Fäden des Netzes habe ich immer mit mehreren Varikositäten versehen gefunden und glaube somit, dass diese Eigenthümlichkeit keine postmortale künstliche Erscheinung ist, denn sie kommt an den Schnitten vor, die von den frisch, ja noch warm in die Erhärtungsflüssigkeit gelegten Rückenmarkstücken entnommen worden waren. Ganz dieselben Varikositäten sieht man auch an den lebenden Nerven des peripherischen Nervensystems, welche nach dem Einspritzen von Methylenblau ins Blut so prägnant hervortreten (10, e). Am schönsten sah ich solche variköse oder perlschnurartige Fasern in dem Nervennetze der grauen Substanz des Froschrückenmarks (Fig. 9 und 10). Sie sind hier ziemlich dick und hangen so unter einander zusammen, dass das von ihnen gebildete Netz (oder Geflecht) ein relativ lockeres Maschenwerk darstellt, durch welches andere dickere und stellenweise mit grossen Varikositäten versehene Nervenzellenfortsätze und Axencylinder frei weiter

gehen. Mehr oder weniger gleichend dem beschriebenen Netze des Froschmarkes ist auch dasjenige Netz gebaut, welches sich in der grauen Substanz des medialen Theiles und der vorderen Hörner des Rückenmarkes der von mir untersuchten höheren Wirbelthiere (Kalb, Hund, Katze) vorfindet. An der Fig. 7 sieht man dasselbe Netz, bestehend aus sehr dünnen Nervenfäserchen, welche dicht unter einander sich kreuzen, verflechten und in einem Zusammenhange sowohl mit denselben der hinteren Hörner stehen, als auch mit denjenigen Nervenfäden, welche zerstreut in der Substantia gelatinosa centralis vorkommen. In dem letzteren Orte, wie in der gelatinösen Rolando'schen Substanz der hinteren Hörner, sind leider die Nervenfasern und die Fortsätze der Nervenzellen, sowie die Neurogliafasern so unter einander vermischt, dass man die eine von den anderen nicht unterscheiden kann und muss man solche Objecte haben, etwa wie die Fig. 6 und 7 sind, um die nervösen Bestandtheile von den nicht nervösen abgrenzen zu können. Bei all' dem erinnere ich nochmals daran — dass ich gar nicht meine Beobachtungen als endgültige ausgeben will, denn öfters ja sind die Neurogliafasern sehr den feineren Nervenfäden gleich, daher muss man solche Imprägnationsstellen aufsuchen, wo der Fasern nicht zu viel sind, die Imprägnirung derselben aber sich vollkommen herausgestellt hat; trotzdem sind die verschiedenen Fasern zu verwechseln.

Indem wir ferner die durch Silber imprägnirten Fasern des Nervennetzes mit denjenigen zu vergleichen versuchen, welche nach dem Weigert'schen Verfahren mittelst Hämatoxylinlack, oder Aronson'schen Galleïn, oder Magdalaroth gefärbt sind, so ist noch Folgendes in Betracht zu ziehen. Nach der Silberimprägnation haben die feinen Fasern aller Gegenden der grauen Substanz einen mehr zickzackigen oder wellenartigen Verlauf, sie sind nicht selten geknickt oder sogar gebrochen, wie es noch öfter mit den dickeren Fortsätzen der Nervenzellen der Fall ist. Bei dem Weigert'schen oder Aronson'schen Verfahren aber laufen die Fasern, namentlich diejenigen von ihnen, welche zu den feineren Nerven der sogenannten Gewirre zu zählen sind, mehr bogenartig, nicht selten geradlinig, jedenfalls regelmässiger, wie es an den Figuren 6 und 8 A zu sehen ist. Fast dieselben Bilder konnte ich auch von dem Rückenmarke

erhalten, welches nach Härtung in Müller'scher Flüssigkeit und Alkohol, sodann mittels Anilinblau und Magdalaroth möglichst gut gefärbt wurde (Fig. 4 auf Taf. XIV n''). Also es liegt uns in allen angegebenen Unterschieden der feinsten Verzweigungen der Nerven der grauen Substanz ein Umstand vor, welcher ganz und gar durch die Eigenschaft der Imprägnirungs- und Tinctionsmittel hervorgerufen ist. Nach der Silberimprägnation zeigt sich in der grauen Substanz ein „Netz", welches um so weniger verwickelt ist, je weniger Nervenfasern imprägnirt erscheinen, nach dem Weigert'schen Verfahren aber, bei welchem die Nervenfasern ohne Zweifel besser conservirt sind, wurden immer alle Fasern unverletzt und vollkommen gefärbt, und man enthält das „Gewirre", welches von dem Silbernetze kaum zu unterscheiden ist[1]).

Da ich hier nur die Untersuchungen über den Bau des erwachsenen Rückenmarkes in Betracht ziehe, so kann ich natürlich nicht die verschiedenen embryologischen Beobachtungen berühren. Bezüglich des Nervennetzes finden wir in den bekannten neuen Untersuchungen von His (30) Folgendes: „Seit Gerlach's Arbeiten geht die herkömmliche Vorstellung dahin, dass die Dendritenfasern" (d. h. die protoplasmatischen Fortsätze) „motorischer Nervenzellen sich zu terminalen Netzen verbinden, in welche von der anderen Seite her die gleichfalls sich theilenden sensiblen Fasern eintreten. In einem früheren Aufsatze (Abhandl. d. K. Sächs. Gesellschaft der Wissenschaft. 1886, Bd. XIII, Nro. 6) habe ich darauf hingewiesen, dass die Annahme eines freien Auslaufens der Zellenverzweigungen entwicklungsgeschichtlich wahrscheinlicher und physiologisch ebenso annehmbar ist, als die Vorstellung netzförmiger Verbindungen. Auch stimmt dieselbe mit den bekannten Bildern Golgi'scher Präparate." (Pag. 293.) Meine Beobachtungen aber, gestützt auf

1) Fast dasselbe „Gewirre" in den Quer- und Längsschnitten des Rückenmarkes des Hundes hat schon Schiefferdecker (28, a) nach der Chlorpalladium- und Chlorgoldbehandlung erhalten. Leider werden bei der Methode, welche sehr unconstante Bilder giebt, bei Weitem nicht alle Nervenfasern gefärbt. Nichtsdestoweniger sind die Schiefferdecker'schen Längsschnitte so weit befriedigend, als sie mir ersparen, hier noch die nach der Weigert'schen Methode behandelten beizufügen.

die Untersuchungen des entwickelten Markes, haben zu den Ergebnissen geführt, dass die His'schen Dendritenfasern der Nervenzellen nach mehreren Theilungen ebenso gut in die Nerven-Leitungsbahnen übergehen, wie die „Axencylinder“ selbst. Die richtige Deutung der Golgi'schen Bilder habe ich in obigen Zeilen dargelegt.

Die Varikositäten an den feineren Nervenfasern, betreffs welcher bis jetzt einige Forscher noch zweifeln, ob sie physiologisch präexistent sind, bin ich der Ansicht, dass sie Verdickungen derjenigen Schichte der Axencylinder darstellen, welche mit Hämatoxylinlack blau, mit Gallaïn oder Magdalaroth aber rosa tingirt ist. Die blaue Färbung der Nerven bei dem Weigert'schen Verfahren, wie es Schiefferdecker (28, b) angegeben hat, rührt von der Färbung der Rinde des Axencylinders her (Mauthner'sche Schicht). An meinen Präparaten, die nach Härtung in Chromsalzen und einem Aufenthalte im essigsauren Kupfer, mit Hämatoxylin oder Galleïn gefärbt und dann gebeizt wurden, zeigen die dicken und feinen Nerven, theils der ganzen Länge nach, theils an kürzeren Strecken, eben an den Varikositäten eine tiefblaue Farbe, welche die Rindenschichte der Axencylinder lokalisirt. Also die Varikositäten, von denen bisher so Verschiedenes und sich Widersprechendes angegeben wurde, beruhen auf localen Verdickungen der Axencylinderrinde, daher wurden sie so glänzend und homogen als auch schön durch verschiedene Farbstoffe tingirt.

Irgend welche andere Scheide an den feineren Fasern habe ich nie bemerkt; was aber die dickeren Axencylinder anbetrifft, so halte ich an meiner früheren Ansicht fest, dass sie eine eigene Scheide — „Axencylinderscheide“ (Kühne) oder „Axolemma“ (10, c und d) haben. Schiefferdecker will diese Scheide als besonderes Häutchen nicht anerkennen und betrachtet dieselbe als eine Abblätterung der Markschicht in Folge der Reagentien, unter denen die Ueberosmiumsäure, mit welcher ich deutlich die Axencylinderscheide gesehen habe, in erster Linie stehen soll. Ich bin mit Schiefferdecker nur in so weit einverstanden, als ich zugeben will, dass man die „Axencylinderscheide“ als die innerste Schicht der Markscheide, namentlich der Ewald-Kühne'schen Keratin- oder Hornscheide

betrachten kann. Die sogenannte Marksubstanz der Nerven besteht aus blätterartig angelagerten Keratinscheiden, zwischen denen das Mark im eigentlichen Sinne des Wortes (Myelin, Myelinogenesubstanz) als eine homogene, chemisch von den Scheiden differente Masse eingelagert ist. Nach der Behandlung des Hirns mittels Chromkalisalzen und Färben mit Hämatoxylin, Galleïn, Magdalaroth u. s. w., wurden an den Schnitten die Keratinscheiden theils quer und längs geschnitten, theils platzen sie in Folge der Wirkung verschiedener Flüssigkeiten (Blutlaugensalzlösung mit Borax, Chorkalklösung) und zeigen charakteristische Bilder, welche ich an den Figuren 4 bei f und 5 bei a, b, c abgebildet habe. Die innerste Schicht solcher ausgebreiteter Keratinmembranen stellt diejenige Scheide dar, welche als Axolemma oder Axencylinderscheide bekannt ist. Sie gehört aber ja einerseits der Marksubstanz, andererseits dem Axencylinder an. Also ist der „Irrthum", in welchen ich nach der Schiefferdecker'schen Angabe betreffs der „Axencylinderscheide" gerathen sein soll (28 b, pag. 482) nicht so gross für ein solch feines Ding, und Schiefferdecker selbst ist ja mit seiner Auseinandersetzung der in Rede stehenden Scheide nicht weiter als Mauthner und ich gegangen[1]).

Ganz vorzügliche und lehrreiche Bilder der „Axencylinderscheide", die zu gleicher Zeit eine von den innersten Blättern der Nervenkeratinscheide darstellt, gaben mir die oben angeführten Schnitte, welche mit Anilin- oder Methylblau und Magdalaroth oder Eosin doppelt gefärbt waren. Die Axencylinder erhalten unter dieser Bedingung einen blauen Ton, die Mark-(Keratin-)scheide aber erscheint rosa-roth (Fig. 4 und 5). An den Querschnitten wurden die blaugefärbten Axencylinder durch einige oder mehrere rothe Ringe von Keratinblättern der Mark-

1) Wenn ich, wie Schiefferdecker angiebt, in meinem Aufsatze in dem medic. Centralblatte keine Abbildungen beigefügt, so ist dasselbe nur deshalb nicht geschehen, als in dem Centralblatte gewöhnlich keine Abbildungen beigefügt werden. Meine Präparate des Axolemma waren aber sehr gleich den Hans Schultze'schen Zeichnungen derselben Scheide (24, a, Taf. X, Fig. 13), welche jedoch Schiefferdecker (28 b, pag. 483) auch zu bezweifeln versucht.

scheide umgeben (Fig. 4 a); an den Längsschnitten sieht man die innerste von den Blättern, indem sie einen oder den anderen Axencylinder in die graue Substanz des Rückenmarks begleiten, als eine wahre Axencylinderscheide fast der ganzen Länge der Fasern nach zu Tage treten (Fig. 4f, 5a, b, c).

Die Scheide hat ein membranartiges, dünnes und, wie es scheint, ziemlich starres structurloses Häutchen, welches theils blau, theils roth gefärbt ist. Das Häutchen charakterisirt sich dadurch, dass es an einer Stelle der Axencylindersubstanz knapp anliegt, an der anderen sich dagegen von den Axencylindern abhebt und flügelartig ausbreitet. Die flügelartigen Hervorragungen sind gewöhnlich an den freien Rändern zugespitzt, weshalb uns solche Axencylinder an gewisse Pflanzenstiele erinnern (Fig. 5f). Also, wenn ich ganz genau sehe, wie die innerste keratinmembranöse Schicht der markhaltigen Nervenfasern als eine die Axencylinder begleitende Membran tief in die graue Substanz des Rückenmarkes mit den Cylindern selbst eindringt, so kann ich die Scheide nicht anders, als „Axencylinderscheide“ oder Axolemma betrachten. Ihr besonderes Aussehen mit den genannten flügelartigen Ausbreitungen beruht wahrscheinlich darauf, dass die Scheide sich in der grauen Substanz des Rückenmarks in Verbindung (Verkittung) mit Neurogliasubstanz befindet und früher oder später dem Axencylinder selbst freien Weg gibt. An den Kanten ist die Scheide immer intensiver gefärbt (roth, blauroth oder violett), die Kanten sind oft verdickt oder etwas eingerollt, daher ihre intensive Färbung zu Tage tritt.

An Hämatoxylin- und Galleïnpräparaten (vorausgesetzt, dass sie gut gebeizt sind) sieht man dieselben Bilder, nur zeigt die Scheide keine doppelte, sondern einfache violette, blaue oder dunkelrosa Färbung. Manchmal erscheint die Scheide wie eine der Länge nach durchschnittene Röhre, aus der der Axencylinder herausgefallen ist. In allen den Fällen sind die Kanten der Röhre scharf und intensiv gefärbt.

Weiteres über die Anordnung der Nerven- und Neuroglia-zellen, sowie die Nervenfasern an der Hand der Beschreibung meiner Zeichnungen statt der „Erklärung der Abbildungen".

Sämmtliche Zeichnungen, Fig. 1, 2, 4, 5 ausgeschlossen, stellen mikrotomirte Schnitte dar, welche theils von in doppelchromsaurem Kali allein (Fig. 6), theils in Verbindung desselben mit Ueberosmiumsäure oder in Müller'scher Flüssigkeit mit derselben Säure (Fig. 7, 8 A und B, 9, 10) dem erhärteten Rückenmarke entnommen und mit im Texte angegebener Methode der Dichromsäuresilberimprägnation unterworfen werden. Alle die schwarzen und braunen Bilder entsprechen den Silberimprägnationen, die rothen Zeichnungen dagegen den mit Galleïn und Magdalaroth gefärbten und gebeizten Schnitten, von welchen im Texte die Rede war. Also differiren meine schwarz und roth gezeichneten Abbildungen von denjenigen Golgi's in der Weise, als bei ihm die Nerven willkürlich roth gezeichnet sind (ich meine hier die Golgi'schen Bilder aus dem grossen Gehirn und Cerebellum), bei mir aber stellen dieselben Nerven an den schwarz imprägnirten Schnitten die natürlich roth gefärbten oder gebeizten Nervenfasern dar. Bezüglich der Golgi'schen Bilder wurde richtig gesagt (Kölliker), dass sie der Nerven entbehren, weil an den Bildern nur die Neuroglia- und Nervenzellen, aber keine Nerven (deren Roth schematisch angedeutet ist) sichtbar sind; was aber meine Abbildungen anbelangt, so sieht man an ihnen die Neurogliazellen braun oder braun-schwarz, die Nervenzellen mit ihren Verästelungen schwarz und Nerven theils auch schwarz, grösstentheils aber roth naturgetreu gezeichnet. Für alle Abbildungen sind folgende Bezeichnungen gültig: ow — obere — (hintere) Nervenwurzeln), uw — untere — (vordere) Nervenwurzeln, os, ls, us — obere (hintere), laterale, untere (vordere) weisse Stränge, oc — obere (hintere) Rückenmarksspalte, uc — untere (vordere) Spalte, cc — Canalis centralis, der an der Fig. 6 durch Silberniederschlag vollständig verstopft, an den anderen Zeichnungen dagegen geöffnet ist. Um die zusammengesetzten Bilder nicht zu stören, sind sehr wenig Buchstaben angegeben. Alles Schematische ist möglichst ausgeschlossen.

Tafel XIV, Fig. 1. Ein Zupfpräparat der grauen Substanz des Rückenmarkes vom Kalbe nach Maceration in Landois-Gierke-scher Flüssigkeit und Färbung mit Methylblau und Fuchsin. Einschluss in Canadabalsam nach der Methode „Demidessiccation". a — das Neuroglianetz, bestehend aus kleinen a' und grösseren b, c Gliazellen, von welchen zahlreiche Fasern ausgehen und als ein dicht gefilztes Netz oder Geflecht zusammenhängen. a'' — scheinbare freie Kerne in demselben. d — zwei fast unversehrt isolirte Nervenzellen mit sogen. protoplasmatischen Fortsätzen — bei e und axencylindrischen — en, f — die feinen Verzweigungen der protoplasmatischen

Fortsätze. g — scheinbarer Uebergang letzterer Fortsätze in das Neuroglianetz. Vergrösserung 1000.

Fig. 2. a, b — zwei Neurogliazellen des Kalbrückenmarks, isolirt aus der grauen Substanz vermittelst Ranvier'schen diluirten Alkohols und gefärbt in starker wässeriger Lösung von Magdalaroth. Vergr. 1000.

Fig. 3. Die Nerven- und Neurogliazellen aus dem Rückenmark einer Katze nach der Imprägnation durch Dichromsäuresilber. b — die im Texte bestrichene netzartige Structur der Nervenzellen. cc' — Neurogliazellen in wirklichem Zusammenhange mit dem Capillargefäss d. Vergr. 650.

Fig. 4. Querschnitt des vorderen Hornes vom Rückenmark eines Hundes nach Erhärtung in Müller'scher Flüssigkeit und mehrjährigem Aufenthalt im Alkohol. Gefärbt mit Anilinblau (unlöslich in Alkohol) und Magdalaroth. Die Doppelfärbung ist etwas verschieden, wenn man die weisse Substanz mit der grauen vergleicht. In der weissen Substanz bei a sind die quergeschnittenen Axencylinder blau, umkreist durch die roth gefärbte Markscheide (Keratinscheide); in der grauen Substanz sind die Axencylinder theils blau oder violett (n'), grösstentheils aber schön rosa (n) tingirt. Einige von ihnen, f, behalten eine innerste Schicht der Keratinblätter bei und tragen also die sogenannte Axencylinderscheide (Axolemma). b — blau gefärbter Neurogliafilz der grauen Substanz mit Gliazellen c. b' — die Gliazellen der weissen Substanz. d — Nervenzelle, welche ihren Axencylinderfortsatz an die vordere Wurzel entsendet. n'' — feinste Fasern des grauen „Nervengewirres", gefärbt durch Magdalaroth. Einige von den Fasern dringen in die Neurogliasepten, zwischen die Abtheilungen der vorderen weissen Stränge (n'', rechts). Vergr. 650.

Fig. 5. Eine Reihe isolirt dargestellter, aber in den Schnitten sich findender Nervenfasern (Axencylindern), zur Demonstration des Axolemmas. a, c — gefärbt, wie es bei der Fig. 4 angegeben ist. b — nach Färbung mit Galleïn. Ueberall ist bei f die innerste Schicht der Keratinblätter zu sehen, welche als Axencylinderscheide bekannt ist. Bei c sind zuerst drei, dann zwei solche Blätter, die um die Axencylinder zu Tage treten, bis an das Ende des Cylinders, wo er nur mit den innersten der Scheide (Axolemma) bedeckt erscheint. Vergrösserung 650.

Tafel XV, Fig. 6. Ein Querschnitt durch die Lumbalanschwellung des Rückenmarks eines jungen Kätzchens. Die weisse Substanz ist nur retouchirt und zeigt allein die Gefässe a, Neurogliazellen b und einzelne Nerven c. Zwischen denselben sind zu unterscheiden: die (schwarzen) Verlängerungen der Nervenzellen desselben Querschnittes — c, die (rothen) collateralen Nervenfasern — d, on—on' und die (braun angedeuteten) Neurogliafasern — f. Bei g — eine Verbindung der letzteren Fasern mit den Capillargefässen. In der grauen Substanz: e — die Fortsätze der Nervenzellen zu den

weissen Strängen, h — dieselben zu der unteren — vorderen Commissur und i — zu der oberen — hinteren Commissur. k — die Nervenzellen der vorderen Hörner, in deren Zellkörpern statt des Kernes eine weite Oeffnung, in Folge der Nichtablagerung des Silbersalzes in der Kernsubstanz, zu sehen ist. l — die Nervenzellen, welche den Seitensträngen knapp anliegen. m — die Neurogliazellen der grauen Substanz. n — kleine Nervenzellen der hinteren Hörner, die von den Neurogliazellen (m) zu unterscheiden sind. on — die collateralen Nerven, welche von den hinteren Wurzeln ausgehen, in die hinteren Hörner eindringen und hier in das reich entwickelte Netz der Ausläufer der Nervenzellen übergehen. on^1, on^2 — dieselben collateralen Fasern, die durch die hinteren Hörner den medialen Theil und vorderen Hörner passiren und theils in die Seitenstränge, theils in die vordere Wurzel on^4 links, uw hinziehen. on^3, on^4 rechts — dieselben Nerven, welche nach der vorderen und hinteren Commissur hinlaufen. h — die sich kreuzenden Nerven der vorderen Commissur, welche theils aus Axencylindern, theils aus den protoplasmatischen Fortsätzen der Nervenzellen bestehen. i — die Nerven der hinteren Commissur, die in zwei Reihen angeordnet sind und auch die Protoplasmafortsätze der benachbarten Nervenzellen in sich enthalten. An vielen Stellen sieht man überdies, dass die schwarzen und rothen Nerven eine und dieselbe Richtung halten und so den feineren Bau des Schnittes vervollkommnen. Vergr. 300.

Tafel XVI, Fig. 7. Ein Querschnitt durch die Halsanschwellung des Rückenmarkes einer erwachsenen Katze. Von der weissen Substanz ist hier auch nur so viel gezeichnet, um die Umrisse der markhaltigen Nerven zu zeigen. a — die Neurogliasepten, in welchen die Gliazellen b ziemlich regelmässig zerstreat sind. c — die Fortsätze der Nervenzellen. Pn — ein stark imprägnirter Theil der Piafortsetzung, mit der die Ausläufer der Gliazellen in Verbindung stehen. Graue Substanz: Von den geschwärzten Nervenzellen verdienen besondere Aufmerksamkeit diejenigen, welche ihre Fortsätze an der inneren Seite der Seiten- und Vorderstränge, theils in die vordere Commissur umbiegen, wo sie mit denen der anderen Seite sich kreuzen (d). Gerade durch diese Stelle, sowie durch den entgegengesetzten Bezirk der hinteren Commissur laufen der Pia nach (P, P′) die Verlängerungen des Epithels des Centralkanals hin. Ep — dieselben Epithelzellen, deren Fortsätze sich nach dem medialen Theile der grauen Substanz umwenden und sich mit den den Kanal umkränzenden Gliazellen verflechten. m — grössere Neurogliazellen des hinteren Hornes, die das Horn peripherisch (d. h. nahe der weissen Stränge und der hinteren Wurzel) umkreisen und ihre dünnen und langen Fortsätze in's Innere desselben hinschicken. In dem Horne selbst haben die kleinen Nervenzellen mehrere Ausläufer, welche reichlich sich theilen und ein dichtes „Netz“ bilden. Ein gleiches „Netz“ findet sich auch im ganzen medialen und vorderen Theile der vorderen Hörner, bestehend aus

dünneren varikösen Fäden. In einigen Stellen gehen die Protoplasmafortsätze der Nervenzellen in das Netz über. on — die durchschnittenen Nervenfasern der Hinterwurzeläste, wo sie in die collateralen Nerven umbiegen. Von diesen sieht man in das hintere Horn feine Axencylinder hineinziehen, welche sich durch ihre schwarze Färbung und ihren wellenartigen Verlauf von den braunen geradlinigen Neurogliafasern ziemlich scharf unterscheiden. Vergr. 300.

Tafel XVII, Fig. 8 A. Querschnitt des Rückenmarks von Bufo spec., nahe der Medulla oblongata. Die weisse Substanz ist ziemlich dunkel in Folge der Färbung durch Osmiumsäure und Imprägnirung mittelst Silberoxyd. Alle Stränge dieser Substanz sind theils von den Neurogliazellenfortsätzen b (stiftförmigen Fasern), grösstentheils aber von den Fortsätzen der Nervenzellen c durchzogen. In den linken oberen (hinteren) Strängen os neben der entsprechenden Fissur oc finden sich reiche Verästelungen grösserer Gliazellen, die der Reihe nach der Substantia glialis centralis g eingelagert sind. An der rechten Seite des Schnittes zeigt der periphere Theil aller weissen Stränge, sowie die Enden der unteren (vorderen) Stränge viele quer und schräg durchgeschnittene, schraubenförmig oder wurmförmig gebogene Nervenfasern, die mit Nervenzellenfortsätzen in Verbindung sind und zu den longitudinalen in die collateralen übergehenden Fasern gehören. Gegen die genannten Enden der vorderen Stränge in der grauen Substanz bei α — ein Conglomerat schwärzerer Gliazellen, das die vordere Commissur gänzlich einnimmt und mit einer compacten Reihe von (rothen) Nervenfasern durchsetzt ist. Die Fasern sind in mehrere transversale Bündel getheilt, von welchen die hinteren (oberen) nach den hinteren Hörnern und Wurzeln uw und dem medialen Theile des Markes bis an die Seitenstränge einschliesslich ihre Richtung nehmen, die medialen — nach den Seitensträngen und vorderen Hörnern und Wurzeln uw, endlich die vorderen nach den vorderen Hörnern und Wurzeln hinziehen. Man bemerkt von den hinteren Wurzeln ausgehende (rothe) Fasern, welche in einzelnen Bündeln durch die hinteren Stränge und hinteren Hörner passiren und theils nach den Seiten- und Vordersträngen, sowie vorderen Wurzeln und nach der vorderen Commissur hinlaufen, theils in die Substantia glialis ziehen und zwischen den hier liegenden Gliazellen frei endigen (wahrscheinlicher ist es aber, dass sie auch durch die Gliasubstanz von einer Seite des Marks nach der anderen hindurchziehen). Von den Nervenzellen der grauen Substanz sind bei c die grossen, bei d die mittelgrossen und bei f kleinere Zellen abgebildet, von denen im Texte sub Nr. 7, 8, 9 die Rede ist. Von den Neurogliazellen sieht man in doppelter Reihenfolge in die Substantia glialis centralis eingelagerte vierzehn grosse Zellen β g, deren Fortsätze sich verästelnd durch die graue Substanz bis an die weissen Stränge hinziehen und einige andere weiter gelegene a, die dieselbe Richtung halten und in die stiftförmigen Fasern b übergehen. Vergr. 300.

2. Fig. 8 B. Stück eines Querschnittes des Rückenmarks einer Rana temporaria im oberen-hinteren Theile. za — die stiftförmigen Faserzellen oder Neurogliazellen der weissen Substanz. Sie ziehen theils einzeln, theils zu zwei, zu drei und mehr durch die weissen Stränge hin, sich verästelnd und in die graue Substanz eindringend. zi — die Neurogliazellen der grauen Substanz mit ihrer reichen Verästelung und Verbindung mit den Stiftfasern. Vergr. 450.

Tafel XVIII, Fig. 9. Frontaler Längsschnitt des Rückenmarks von Bufo spec. Nur die eine Hälfte ist gezeichnet. In der Mitte des Schnittes (an der Figur rechts) — Canalis centralis. a — Reihe von Neurogliazellen, die den Kanal umranden und von da nach der grauen Substanz und den weissen Strängen s, sich verästelnd, ziehen, um sich mit den stiftförmigen Faserzellen zu verbinden. b — die Fortsätze der Nervenzellen, welche in die dem Centralkanal naheliegenden Nervenfasern verlaufen. d — die Ausläufer derselben Zellen, welche in den weissen Seitenstrang umbiegen und in markhaltige Fasern übergehen. n — dünne variköse Nervenfasern, als Verzweigungen der protoplasmatischen Fortsätze der Nervenzellen c, von welchen sich in der grauen Substanz ein „Netz" bildet. Vergr. 300.

Fig. 10. Sagittaler Längsschnitt des Rückenmarks von demselben Bufo, der sowohl die graue Substanz als auch den hinteren (oberen) os und vorderen (unteren) us Seitenstrang in sich fasst. a — drei Conglomerate von Neurogliazellen in Form grosser, mit zahlreichen Fortsätzen versehenen Körper. b, c, d — die Nervenzellen. deren Fortsätze theils in die hinteren Stränge eindringen, theils schräg durch die graue Substanz hinziehen und in ein Nervennetz übergehen. e, f — Nervenzellen, deren Fortsätze in die unteren Stränge eindringen. n — die feinen varikösen Fasern des grauen Nervennetzes, welches an dem Schnitte vollständig gefärbt ist. Die schwach braun angedeuteten queren Fasern, welche von beiden Strängen ausgehen, sind nur durch Ueberosmiumsäure gefärbte collaterale Nerven. own, uwn — die Nervenfasern der beiden Wurzeln, namentlich die collateralen Fasern, welche mit den Fasern des Nervennetzes in Verbindung stehen. Die Fortsätze einiger Nervenzellen gehen auch deutlich in die Fasern beider Wurzeln über. Vergr. 300.

Die im Texte citirte Literatur.

1. Otto Deiters, Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark des Menschen und der Säugethiere. Braunschweig 1865.
2. J. Gerlach, Von dem Rückenmarke. XXX. Capitel in Stricker's Handbuch der Gewebelehre. 1872, pag. 665.
3. Th. Meynert, Vom Gehirn der Säugethiere. XXI. Capitel. Ebendaselbst, pag. 694.

4. P. Flechsig, Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark des Menschen auf Grund entwickelungsgeschichtlicher Untersuchung. Leipzig 1876.
5. C. Weigert, a) Ausführliche Beschreibung der neuen Färbungsmethode für das centrale Nervensystem. Fortschritte der Medicin. 1884, Bd. II, pag. 190. — b) Eine Verbesserung derselben Methode. 1885, Bd. III, pag. 236. — c) Ueber Aufbewahrung von Schnitten ohne Anwendung von Deckgläschen. Zeitschrift für wissenschaftl. Mikroskopie 1887, Bd. IV, pag. 209. — d) Bemerkungen über das Neurogliagerüst des menschlichen Centralnervensystems. Anatom. Anzeiger 1890, No. 19, pag. 543.
6. C. Golgi, a) Sulla fina Anatomia degli organi centrali del sistema nervoso. Rivista sperimentali di freniatria e di medicina legale. 1882, pag. 165, 361. 1883, pag. 1, 161, 385. Dasselbe in einer Extra-Ausgabe 1886. Napoli-Milano-Pisa. Mit 24 Tafeln. Dasselbe in einem Referate im Arch. italiennes de biologie 1883, Bd. 3 u. 4. 1886, Bd. 7. — b) Ueber den feineren Bau des Rückenmarks. Anatom. Anzeiger 1890, Nr. 13, 14, 15.
7. C. Nörner, Beitrag zur Behandlung mikroskopischer Präparate. Arch. für mikrosk. Anat. Bd. 21, pag. 351.
8. H. Aronson, Ueber die Anwendung des Galleïn zur Färbung des Centralnervensystems. Centralblatt für die medic. Wissensch. 1890, Nr. 31, 32.
9. S. Ramón y Cajal, a) Contribution al estudio de la estructura de la médula espinal. Revista trimestral de Histologia Normal y Patológica. 1 de Marzo de 1889, 3. u. 4. — b) Nuevas aplicationes del metodo de Coloration de Golgi. Barcelona 1889. — c) Nuevas observationes sobre la estructura de la médula espinal de los mamiferos. Trabajos del laboratorio anatomico de la Facultad de Medicina. 1 obr. 1890.
10. M. Lavdowsky und Ph. Owsjannikow, a) Lehrbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen und der Thiere. St. Petersburg 1888, Bd. II, pag. 916 (Herausg. K. Ricker). — b) M. Lavdowsky, Bemerkungen zur mikrosk. Technik. VI: Die Objectträger zur Untersuchung der mikroskop. Präparate von beiden Flächen. Der Arzt („Wratsch“, russisch), 1885, Nr. 40—41. Hofmann u. Schwalbe's Jahresberichte, Bd. 14, pag. 481. — c) Derselbe, Zum Nachweis der Axencylinderstructurbestandtheile von markhaltigen Nervenfasern. Centralblatt für d. medic. Wissensch. 1879, Nr. 48, 49. — d) Derselbe, Neue Thatsache zur Histologie, Entwickelungsgeschichte und Physiologie der peripherischen Nerven und der nervösen Endgebilde. Der Bau der Nervenfasern. Milit.-med. Journal 1884, Januar-April, 1885 Mai. Hofmann u. Schwalbe's Jahresberichte Bd. 14, pag. 481—498. — e) Derselbe, Weitere Untersuchungen über die Nervenendigung mit Hülfe der Färbung lebender Nerven. Suppl. zum 61. Bd. der Bullet. der Aka-

demie der Wissensch. zu St. Petersburg 1889. Mit 1 Tafel. Hofmann u. Schwalbe's Jahresberichte Bd. 18, pag. 113.

11. E. Sehrwald, Zur Technik der Golgi'schen Färbung. Zeitschr. für wiss. Mikroskopie 1884, Bd. 6, pag. 443.
12. W. Cox, Imprägnation des centralen Nervensystems mit Quecksilbersalzen. Arch. für mikrosk. Anat. Bd. 37, pag. 16.
13. L. Ranvier, a) Traité technique d'histologie. — b) De la nevroglie. Laboratoire d'histologie du Collège de France. Travaux de l'année 1883. Paris 1884.
14. H. Gierke, Die Stützsubstanz des Centralnervensystems. Archiv für mikrosk. Anat. Bd. 25, pag. 441; Bd. 26, pag. 129.
15. Ewald u. Kühne, Ueber einen neuen Bestandtheil des Nervensystems. Verhandl. d. nat.-histor. Vereins zu Heidelberg 1877, Bd. 1 (Neue Folge).
16. C. Martinotti, Beitrag zum Studium der Hirnrinde und dem Centralursprung der Nerven. Internation. Monatsschrift für Anat. und Physiol. 1890, Bd. 7, pag. 69.
17. Buchholz, Beitr. zur Kenntniss der Hirngliome. Arch. für Psychiatrie 1890, Bd. 22, pag. 385.
18. Axel Key u. Retzius, a) Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. Stockholm 1875—1876, 1. und 2. Hälfte. — b) Gust. Retzius, Der Bau des Axencylinders der Nervenfasern. Biologiska Föreningens Förhandlingar. Verhandl. des biolog. Vereins in Stockholm 1889. (Man vergl. auch die „Untersuchungen über die Nervenzellen der cerebrospinal. Ganglien" im Arch. für Anatomie und Entwickelungsgeschichte 1880, Heft 6, pag. 369.)
19. A. Kölliker, a) Ueber Golgi's Untersuchungen, den feineren Bau des centralen Nervensystems betreffend. Sitzungsber. der Würzburger physik.-med. Gesellschaft vom 21. Mai 1887. — b) Die Untersuchungen von Golgi über feineren Bau des centralen Nervensystems. Anatomischer Anzeiger 1887, Nr. 15. — c) Ueber den feineren Bau des Rückenmarks. Sitzungsber. der Würzburger physik.-med. Gesellschaft vom 8. März 1890.
20. L. Stieda, Studien über das centrale Nervensystem der Wirbelthiere. Leipzig 1870.
21. A. Oyarzun, Ueber den feineren Bau des Vorderhirns der Amphibien. Arch. für mikrosk. Anat. Bd. 35, pag. 380.
22. W. Waldeyer, Untersuchungen über den Ursprung und den Verlauf des Axencylinders. Zeitschr. für rationelle Medicin 1863, Bd. 20, pag. 193.
23. Max Schultze, Ueber die Structurelemente des Nervensystems. Strickers Gewebelehre pag. 108.
24. Hans Schultze, a) Axencylinder und Ganglienzelle. Arch. für Anat. und Entwickelungsgesch. 1878, pag. 259. — b) Die fibrilläre

Structur der Nervenelemente bei Wirbellosen. Arch. für mikrosk. Anat. Bd. 16, pag. 57.
25. C. Kupffer, Ueber den Axencylinder markhaltiger Nervenfasern. Sitzungsber. d. k. bayer. Akad. 1883, III.
26. W. Vignal, a) Sur le développement des éléments de la moele de mammiferes. Laborat. d'histol. du Collège de France. Travaux de l'année 1884, pag. 43. — b) Recherches sur le développem. des éléments du cerveau et du cervelet etc. Ebendaselbst 1888, p. 54.
27. M. Lenhossék, Ueber Nervenfasern in den hinteren Wurzeln etc. Anatom. Anzeiger 1890, pag. 360.
28. P. Schiefferdecker, a) Beitr. zur Kenntniss des Faserverlaufs im Rückenmark. Arch. für mikrosk. Anat. Bd. X, pag. 471. — b) Beitr. zur Kenntniss des Baues der Nervenfasern. Ebendaselbst Bd. 30, pag. 435.
29. Fr. Boll, Die Histologie und Histogenese der nervösen Centralorgane. Arch. für Psychiatrie 1873.
30. L. Petrone, Sur la structure de nerfs cerébro-rachidiens. Internationale Monatsschr. Bd. 5, pag. 39.
31. W. His, Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark. Arch. für Anatomie und Entwickelungsgeschichte. Anat. Abth. pag. 249.

Leidyonella cordubensis nov. gen. nov. spec.

Eine neue Trichonymphide.

Von

Prof. Joh. Frenzel.

Hierzu 4 Figuren in Holzschnitt.

Als Anhang zum System der Ciliaten führt O. Bütschli in seinem Protozoenwerk[1]) die kleine Gruppe der Trichonymphidae Leidy auf. Dies sind eigenthümliche Schmarotzer, welche

1) Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. I. Bd. Protozoa von Dr. O. Bütschli etc. III. Abtheilung. Infusorien etc. Leipzig 1887 bis 1889, pag. 1774 ff.

bis jetzt ausschliesslich im Darm von Orthopteren, und zwar zumeist in Termiten gefunden sind. Bütschli erkannte bereits richtig, dass (l. c. p. 1775 Zusatz) „die Trichonymphiden mit den Ciliaten nicht direkt blutsverwandt sind“, und wiewohl derselbe auch nicht geneigt ist, sie als Familie den Flagellaten einzureihen, so scheint ihm doch sicher, dass sie „einen selbstständigen Ursprung aus flagellatenartigen Formen nahmen“.

Wie man schon hieraus ersieht, sind unsere Kenntnisse von diesen Protozoen noch ausserordentlich lückenhafte, und eine sichere Unterbringung im System ist vor der Hand noch nicht möglich. Am passendsten dürften sie daher wohl vorläufig zwischen die Mastigophoren und die Ciliaten eingereiht werden, wenn man nicht gezwungen sein wird, die Trichonymphiden selbst wieder zu spalten, und zwar in solche ohne und in solche mit Cilien. Erstere würden sodann die Genera Lophomonas Stein, Joenia Grassi und Trichonympha Leidy, aber nicht mehr die Genera Pyrsonympha Leidy und Dinennympha Leidy umfassen, welch' letzteren, wie auch eine angebliche Jugendform von Trichonympha eher den Ciliaten anzuschliessen wären.

In hiesigen Termiten, welche wahrscheinlich die Geschlechtsthiere von Eutermes inquilinus[1]) sind, entdeckte ich nun eine Form, welche der Trichonympha Leidy nicht unähnlich ist, jedoch auch an Lophomonas Stein erinnert. Sie ähnelt namentlich der von Leidy als Jugendform von Trichonympha[2]) beschriebenen, unterscheidet sich jedoch hinreichend von ihr, um sie zu einem besonderen Genus Leidyonella[3]) zu erheben.

Leidyonella nov. gen.

Mittelgross bis gross (ca. 0,2 bis 0,45 mm lang). Farblos. Contraktil und metabolisch, namentlich das Vorderende. Dieses konisch zugespitzt mit einem dichten Busch von fast körperlangen

1) Siehe Untersuchungen über die mikrosk. Fauna Argentiniens. — Vorläufiger Bericht. Dieses Arch. Bd. 38 (1891), pag. 19.

2) Siehe Bütschli, Protozoa III, l. c. Tafel 76, Fig. 4b.

3) Zu Ehren Jos. Leidy's, des Entdeckers der meisten Trichonymphiden.

geisselartigen Cilien, welche sich wogend bewegen. Sonst ohne Wimperkleid. Gestalt des normalen Thieres eiförmig, vorne spitzer, des grossen Thieres beutelförmig. Hinterende mit schraubig gedrehtem Schopf. Cuticula mit schräglaufenden Längsleisten, welche in diesen Schopf auslaufen. — Nahrungsaufnahme sicher. — Nucleus einfach, rund, in der vorderen Hälfte. Nebenkern (Mi. N.) fehlt, ebenso kontr. Blase. — Bei zunehmender Grösse geschieht Umwandlung des Thieres unter Verlust des Cilienbusches und des Schwanzschopfes. — Bewegungen träge mit wogendem Wimperbusch.

Eine Art: L. cordubensis n. sp., im Enddarm von Eutermes inquilinus (?) — Córdoba (Argentinien). —

Abends bei Lampenlicht kamen mir hin und wieder die schon genannten Termiten zugeflogen, deren Darm von zahlreichen Parasiten wimmelt. Namentlich gilt dies vom Enddarm; doch auch der Mitteldarm beherbergt eine reichliche Anzahl von Flagellaten, zu denen sich zuweilen unsere Trichonymphide gesellt, während der Vorderdarm stets frei von Parasiten ist. Leider hielten sich diese kleinen und recht flinken Termiten in der Gefangenschaft schlecht, und es gelang mir auch nicht, sie im Freien unter Tags aufzufinden, so dass meine nachfolgenden Beobachtungen sehr viele Lücken enthalten und zu meinem grossen Bedauern nicht in allen Beziehungen abgeschlossen werden konnten. Namentlich über die Fortpflanzung, welche grade bei dieser Protozoengruppe von grösstem Interesse wäre, weiss ich ebensowenig wie meine Vorgänger etwas auszusagen. — Die Termiten ertrugen zwar die Gefangenschaft einige wenige Tage lang, starben dann aber Hungers. In solchen hungernden oder verhungerten Thieren verschwanden auch die Parasiten, namentlich unsere Leidyonellen sehr schnell. Bei vielen derselben konnte man das allmähliche Absterben beobachten. Sie zeigten dann bald so starke Veränderungen, dass man sie als ganz oder theilweise verdaut bezeichnen muss. Dies ist derselbe Vorgang, welcher auch bei anderen Darmschmarotzern stattfindet, wie ich dies an anderer Stelle ausführlicher mittheilen werde[1]).

1) Die Verdauung lebenden Gewebes und die Darmparasiten. Archiv für Anat. u. Physiol.; Physiol. Abth. 1891, p. 293 ff.

Konnte hingegen die Untersuchung an möglichst frisch eingefangenen Termiten vorgenommen werden, so war der Enddarm stets erfüllt von einer grossen Anzahl normaler Leidyonellen, neben denen sich zumeist noch vereinzeltere grössere und veränderte Individuen zeigten. Als normale Form möchte ich daher diejenige bezeichnen, welche mir am häufigsten begegnete und welche alle Charaktere wohl ausgebildet aufwies.

Wir wenden uns dieser zunächst zu.

Die äussere Gestalt des Thieres ist etwa eine eiförmige. Vorn ist sie zwar konisch ausgezogen, doch liegt der grösste Breitendurchmesser des sich nicht contrahirenden und nicht ausstreckenden Thieres nicht in der hinteren Hälfte, sondern vielmehr im hinteren Theil der vorderen Hälfte (Fig. 1). Zieht sich der Körper mehr zusammen, so findet solch ein Unterschied kaum noch statt, dehnt er sich aber aus, so ist er hinten breiter, indem die Ausdehnung und Verlängerung hauptsächlich in der vorderen Hälfte geschieht (Fig. 4). Es kann aber auch eine so starke Contraktion in der Längsachse erfolgen, dass die Form fast zu einer kugeligen wird, auf welcher nur noch am Vorderende eine Art von Kegelzapfen aufsitzt, der den Wimperbusch trägt.

Damit ist uns zugleich ein Theil der Bewegungserscheinungen gegeben. Beobachtet man ein Individuum längere Zeit, so wird man niemals eine Ortsveränderung wahrnehmen. Da die Thierchen infolge ihrer nicht ganz geringen Grösse leicht durch Druck des Deckglases festgehalten werden könnten, so stützte ich dies durch Füsschen. Aber auch dann lagen sie still, und nur der halsartige Vordertheil war in unaufhörlicher, ziemlich lebhafter Bewegung, indem er sich bald streckte und einzog, bald sich, wie umhertastend, drehte und den Wimperbusch sein Wogenspiel ausführen liess. Die Bewegungen äussern sich also vornehmlich in der vorderen Körperhälfte. Dies gilt auch im Allgemeinen von den metabolischen Gestaltsveränderungen, welche lebhaft an die der Astasien erinnern, jedoch freilich bei weitem nicht so energisch sind wie dort. Bei den schon oben erwähnten starken Verkürzungen in der Längsachse nimmt nun auch noch die hintere Hälfte Theil, indem sie sich gleichfalls verdickt, wodurch die bereits genannte Kugelgestalt entsteht.

Die Grösse der von mir beobachteten Individuen war eine ziemlich konstante; die Länge des normalgestalteten Thieres war selten unter 0,2 mm (Fig. 1 und 4). Kleinere oder Jugendformen vermochte ich nicht aufzufinden. Andererseits dagegen hatten die grossen, starkveränderten Exemplare oft die doppelten Dimensionen (Fig. 3).

Der Wimperbusch befindet sich ausschliesslich am vorderen Ende, wo er an der Basis eines knopfartigen Zapfens entspringt, welcher das vordere Ende des Thieres bildet. Daran schliesst sich, zunächst etwas verjüngt, der nach hinten breit auslaufende Hals. Die Anordnung des Wimperbusches zeigt mithin manche Aehnlichkeit mit dem gleichen Gebilde sowohl von Lophomonas wie auch von Joenia. Nur dem äusseren Ansehen nach erinnert sie aber an Trichonympha, denn dort sollen die Geisseln in 3 bis 4 Kränzen von der terminalen Papille entspringen und unter sich von verschiedenem Werthe sein. Dies ist hier nun nicht der Fall, dieweil sie nur von einem Kranz entspringen und alle etwa von gleicher Beschaffenheit, insbesondere von gleicher Länge und Dicke sind. Ihre Länge beträgt mehr als die Hälfte des mässig gestreckten Körpers. Sie sind von grosser Feinheit, die namentlich im Verhältniss zu ihrer Länge auffallend ist. Auch bildet jede Cilie ein in der ganzen Länge gleichmässig dickbleibendes Härchen, mit Ausnahme des freien Endes, welches etwas zugespitzt erscheint; der Fusstheil ist nicht erheblich dicker als der Schaft und nicht besonders davon differenzirt. Die Cilien sind daher wohl nicht den Flagellen der Mastigophoren ohne Weiteres gleich zu setzen, denn diese sind bei entsprechender Länge bedeutend dicker und enden im Allgemeinen stumpf oder doch nicht spitz auslaufend. Aber auch die Cilien der Ciliaten bieten ein anderes Bild dar, denn — von einigen aberranten Formen wie Grassia oder Multicilia abgesehen — sind sie an keiner Stelle von einer so mächtigen Längenentwicklung. Die beträchtliche Länge, welche sie bei unserer Leidyonella haben, bedingt nun auch ihre Bewegungsfähigkeit und beeinträchtigt dieselbe in hohem Masse; denn es ist offenbar leichter, eine kürzere Wimper in lebhafte Schwingungen zu versetzen, als einen langen Faden, welcher in dem umgebenden Medium einen hohen Widerstand findet. Daher haben die Bewegungen unseres Cilienbusches nichts mit der lebhaften Wimperung

der Ciliaten gemein, sondern sind schon von anderen Autoren ganz richtig als ein „Wogen“ bezeichnet worden, das etwa an das eines Pferdeschweifes erinnert. Oft sieht man nur eine, oft auch mehrere, aber immer kurze und niedrige Wellen über die Härchen hinweglaufen.

Zu bemerken ist ferner noch, dass diese Härchen sehr dicht stehen. Meist und in ihrer Mehrheit sind sie mehr nach hinten gerichtet; doch kann ein Theil auch nach den Seiten und nach vorne schlagen, ohne dass sich aber irgendwie eine scharfe Grenze zwischen den einzelnen Richtungen markirt, wie dies bei Trichonympha der Fall sein soll. Sie können vielmehr nach allen Seiten gleichmässig ausstrahlen, so dass ihre äussere Begrenzung fast eine Kugelfläche bildet, deren Radien sie somit darstellen. Für gewöhnlich jedoch laufen sie, wie schon bemerkt, nach hinten zu, so dass ihre Begrenzungsfläche einen Kegelmantel bildet und sie den Körper des Thieres wie mit einem weiten Faltenrock umkleiden. Dies findet besonders dann statt, wenn der Hals des Thieres sich streckt und drehende Bewegungen ausführt, woran nun der ganze Wimperbusch Theil nimmt und infolge der letzteren um den Körper herumwirbelt wie ein Feuerrad um seine Achse.

Die Cilien führen daher zweierlei Arten von Bewegungen aus, erstens eine selbstständige, wellenförmige, und zweitens eine vom Kopfende des Thieres bewirkte herumwirbelnde oder -wogende.

Das Hinterende des Körpers wird gleichfalls von einem Haarschopf überragt, welcher aber bedeutend kürzer als der Wimperbusch ist. Ferner sind die Härchen des Schopfes völlig starr und bewegungslos, geradlinig und gleichfalls sehr fein. Am Ende scheinen sie sich zuzuspitzen und besitzen ebenso wenig wie die Cilien ein besonderes Fussstück. Sie sind vielmehr, wie noch zu zeigen sein wird, die unmittelbaren Fortsetzungen der leistenartigen Streifen, welche die Cuticula von vorne nach hinten überziehen.

Offenbar entspricht dieser Schwanzanhang dem gleichen Gebilde, welches Leidy als vierten Kranz bei seiner Trichonympha beschrieb[1]. Hier wie dort stellt er einen schraubig

1) Bütschli, Protozoa III., pag. 1777 und Tafel 76, Fig. 4 a und b.

gedrehten Haarkomplex um das Hinterende vor. Es ist mir aber leider nicht klar geworden, ob Leidy demselben gleichfalls eine selbstständige Beweglichkeit zuschreibt, die ich für Leidyonella ganz entschieden in Abrede stelle. Leidy lässt ferner diesen Schopf vorn an der Papille entstehen und über den Körper nach hinten laufen. Diese Beobachtung deckt sich mit der von mir gemachten, später noch zu erörternden, vollständig. Nur finde ich nicht, wie schon angedeutet, freie, über den Körper laufende Härchen, sondern vielmehr eine Leistenbildung der Cuticula.

Die Cuticula, zu der wir uns jetzt wenden, zeigt nämlich eine doppelte Skulptur. Zuerst besitzt sie eine Längsstreifung, welche in einer steilen Schraubenwindung nach hinten zu schräg verläuft. Die Längsstreifen ziehen unter sich parallel über den Körper hin, vorne sich jedoch in einem Punkte vereinigend. Sie liegen deutlich der Cuticula auf und bilden somit ein Leistensystem, und zwar derart, dass die vorn zugleich dichter stehenden Leistchen hoch sind und sich nach hinten hin allmählich abflachen (Fig. 1). Wenn es glückt, den vorderen Theil des Thieres im optischen Schnitt zu sehen, so erkennt man die Leistenbildung sehr schön; doch auch bei hoher Einstellung des Mikroskops kann man sich davon einen völlig klaren Begriff machen.

Das knopfartige Ende, die Papille, welche die Cilien trägt, ist gleichfalls von diesen Leistchen überzogen, die im Mittelpunkt derselben zu einer Spitze zusammenlaufend sich vereinen.

Am hinteren Ende hingegen ragen sie kaum noch über die Oberfläche der Cuticula hervor, wesshalb sie eigentlich nur noch als Linien zu bezeichnen wären. Sie setzen sich nun, wie dies bereits angedeutet ist, nach hinten hin über den Körper des Thieres fort in Gestalt jener starren Härchen, welche den Schopf bilden; und da die Leistchen in einer Schraube verlaufen (was leider in der Figur 1 nicht ganz richtig ausgedrückt ist), so erhält dieser Schopf hierdurch die eigenthümliche schraubige Drehung (Fig. 1 und 4), die sich ja auch bei Trichonympha vorfindet.

Stellt man nun das Mikroskop ein wenig tiefer ein, so gewahrt man eine weitere Struktur der Cuticula, welche im Leben meist schwer sichtbar, deutlichst beim Absterben der Thiere hervortritt. Eingelagert enthält sie nämlich zahllose, gleich grosse

und gleich dicke, etwas glänzende Stäbchen, in wirrem Durcheinander, welche fast wie Bacillen aussehen. Sie erinnern auch an die Stäbchenlage in der Hautschicht der Mastigamoeba F. E. S., wo sie, wie ich an anderen Orten zu beschreiben gedenke, gleichfalls der Haut ziemlich flach aufliegen. Dort aber haben sie eine viel regelmässigere Anordnung als bei unserer Leidyonella.

Cuticula wie Stäbchen sind völlig farblos. Die eigentliche Substanz der ersteren ist wenig glänzend und nicht etwa so glatt umschrieben wie bei den Gregarinen. Die Stäbchen sind ungefähr 4 bis 5 mal so lang als breit und vorn und hinten etwas abgerundet. Durchgängig sind sie gerade. Sie glänzen etwas mehr als ihr Substrat, und ihr Glanz scheint sich, wie schon bemerkt, beim Absterben zu vermehren, wenn sich nicht, was auch möglich ist, das Verhalten des Substrates hierbei verändert.

Geht man jetzt mit dem Tubus des Mikroskops noch weiter herunter und stellt den Rand des Thierkörpers scharf ein, so sieht man, dass die Stäbchen innerhalb der Substanz der Cuticula liegen, welche ihrerseits eine ganz beträchtliche Dicke hat (Fig. 4). Auch jetzt kann man sich von dem planlosen Durcheinander der Stäbchen überzeugen, welche übrigens, was nicht unerwähnt bleiben darf, sich niemals berühren oder gar decken, sondern ungefähr einen gleich weiten Abstand von einander innehalten (Fig. 2). Sie sind theils gerade, theils auch schief zur Dicke der Cuticula gerichtet. — Möglicherweise haben wir somit hier dieselbe Erscheinung vor uns, welche von Grassi bei Joenia annectens angetroffen wurde. Da aber jener Autor nicht bei hoher Einstellung beobachtet zu haben scheint, so möchte ihm die wahre Struktur der Cuticula entgangen sein. Vielleicht ist dort indessen auch die Lage und Richtung der Stäbchen eine andere, und es kann daher recht wohl die Darstellung der „Alveolarschicht“ der Haut gerechtfertigt sein[1]).

Die Dicke der Cuticula ist ungefähr eine gleichmässige. Gegen Reagentien ist sie wenig widerstandsfähig und geht sogar bei Zusatz von destillirtem Wasser zu Grunde. Durch sehr verdünnte Salpetersäure wird sie jedoch nicht gelöst, sondern vielmehr gehärtet; denn wird nachher Wasser hinzugefügt, so bleibt

1) Bütschli, Protozoa. III., Tafel 76, Fig. 3a und b.

sie nun erhalten. Mit Jod wird sie wie der Inhalt gelblich. Im Allgemeinen scheint mithin diese cuticulare Bildung derjenigen der Ciliaten näher zu stehen als der der Mastigophoren. Doch kann darauf wohl nicht allzuviel Gewicht gelegt werden. Jedenfalls aber sind die ihr eingelagerten Stäbchen nicht etwa den Trichocysten verwandt, wie wir sie besonders bei Paramaecium antreffen; denn einmal lässt sich ein Hervorschiessen derselben niemals wahrnehmen und zweitens ist ja auch ihre Anordnung, Lagerung und Struktur eine ganz andere.

Ebenso wenig ferner liegt hier eine wabige Alveolarschicht vor, wie sie nach mehreren Beobachtern und besonders nach Bütschli[1]) bei vielen Ciliaten anzutreffen ist; denn Bütschli belehrt uns, dass z. B. bei Bursaria u. a. in der Flächenansicht „alle scheinbaren Bälkchen durch zartere Wände wabenartig untereinander verbunden — die Bälkchen also die radiären und etwas verdickten Kanten einer Lage von Waben oder Alveolen sind. Bei Bursaria sind diese Alveolen im Allgemeinen recht regelmässig, sowohl in Grösse wie Gestalt; letztere ist hier ziemlich regulär hexagonal". Auch macht dieser Autor darauf aufmerksam, dass nach innen eine Grenzlamelle oft nicht ausgebildet ist, wie überhaupt diese Alveolarbildung weniger eine cuticulare als vielmehr eine ectoplasmatische Bildung ist, während wir ja bei Leidyonella eine deutlich innen und aussen begrenzte Hautschicht haben.

Das nächste Analagon finden die Stäbchen, wie schon erwähnt, in denen der Mastigamoeba F. E. S., die ich aber nicht zu den Mastigophoren, sondern zu den Rhizopoden ziehen möchte[2]).

Somit würde weder die Cuticula, noch der Wimperbusch einen näheren Aufschluss über die Verwandtschaftsbeziehungen der Leidyonella ergeben.

Das Plasma. Während die bisher besprochenen Organisationselemente manche Einzelheiten von Interesse boten, so lässt sich dies von dem Körperinhalte der Leidyonella kaum behaupten. Die so vielfach beobachtete Scheidung des Plasmas in ein Ecto- und ein Entoplasma lässt sich hier nicht statuiren, was vielleicht um so auffallender ist, als Leidy bei seiner Tricho-

---

1) Bütschli, Protozoa. III., pag. 1258 ff.

2) Diese „Untersuchungen", vorläufiger Bericht, l. c. pag. 9 ff.

nympha agilis eine recht deutliche helle Ectoplasmaschicht vorfand, die sogar im vorderen Abschnitt besonders dick ist. Bei den sogen. Jugendformen freilich, wie auch bei anderen Trichonymphiden scheint zwar ein gesondertes Ectoplasma ebenso wenig aufzutreten, wenn man nicht die Alveolarschicht darauf beziehen will. Es wäre auch denkbar, dass unsere Cuticula ganz oder theilweise ectoplasmatischer Natur sei, so etwa, dass die Leistenschicht eine Pellicula im Sinne Bütschli's darstellte. Ihre geringe Widerstandsfähigkeit würde darauf wohl hindeuten. Andererseits verlangt man aber vom Ectoplasma doch gemeinhin, dass es sich aus eiweissartigen Bestandtheilen zusammensetze. Diese vermag ich nun in unserer Cuticula nicht mit Sicherheit nachzuweisen; denn die Jodgelbfärbung sagt nichts, ebenso wenig wohl die Wirkung der Salpetersäure. Verdünnte Essigsäure aber, oder Alcohol, rufen keine bemerkbaren Gerinnungserscheinungen in der Hautschicht hervor. Da meine Beobachtungen gerade in dieser Hinsicht leider so lückenhafte geblieben sind, so ist es vorläufig allerdings unmöglich, über diesen Punkt zur völligen Sicherheit zu gelangen.

Der protoplasmatische Inhalt der Leidyonella ist ein heller und durchsichtiger. Durchgängig erhält er feine, mehr oder weniger glänzende Körnchen eingelagert, welche namentlich im Halstheil deutlich sind, wo sie von den übrigen Inhaltsbestandtheilen nicht verdeckt und verdrängt werden. Diese Körnchen sind aber doch im Vergleich zur Masse des Plasmas spärlich und verstreut, so dass sie die hyaline Natur des letzteren wenig beeinträchtigen.

Das halsartige Vorderstück zeigt oft keine weiteren Einschlüsse. Diese finden sich vielmehr regelmässig im hinteren Körpertheil, in der Nähe des Kernes beginnend und den Körper bis an die Cuticula durchsetzend. Entnimmt man die Parasiten frisch eingefangenen Termiten, so sind sie oft ganz vollgepfropft (Fig. 4); entnimmt man sie hingegen einem hungernden Wirthsthier, so beschränkt sich der Inhalt mehr auf die hintere Hälfte. Daraus schon lässt sich erkennen, dass derselbe mit der Nahrungsaufnahme innig zusammenhängt. In der That lässt er genau dieselben Bestandtheile wie der Darminhalt des Termiten nachweisen, nämlich zumeist längere und kürzere stäbchenförmige auf Holzfragmente hindeutende Stückchen (Fig. 3 und 4) und zwischen-

durch auch fetttröpfchenartige Kügelchen u. s. w. Aus diesem Befunde kann man mit Sicherheit grade wie bei den verwandten Formen auf eine Nahrungsaufnahme schliessen, auf eine Aufnahme fester Stoffe, welche direct aus dem Termitendarme stammen. Wie und wo aber der Fressakt vor sich geht, vermochte ich nicht zu ergründen. Sehr wahrscheinlich ist wohl eine Mundöffnung vorhanden, die ich an die äusserste Spitze des Körpers verlegen würde. Gesehen habe ich sie jedoch nicht, und eine andere Lage ist mithin auch denkbar.

Da der Inhalt grösstentheils aus unverdaulichen und unnützen Substanzen besteht, so muss auch eine Entleerung stattfinden können. Es gelang mir leider ebenso wenig in diesem Falle, eine bestimmte Afteröffnung oder überhaupt eine Defäkation zu beobachten. Auch bei den anderen Trichonymphiden scheint übrigens niemals eine Afteröffnung gefunden zu sein; und es ist daher nicht unwahrscheinlich, dass der Mund als solche funktionirt.

Die bis jetzt bekannten Trichonymphiden zeichnen sich durch das gänzliche Fehlen einer contraktilen Vacuole aus. Unsere Leidyonella macht hiervon keine Ausnahme. Und wie überhaupt vacuolenartige Flüssigkeitsräume oder gar eine Vacuolisirung des Plasmas in dieser Gruppe gleichfalls vermisst wurden, so gilt dies auch in unserem Falle.

Ein Kern ist stets, aber nur in der Einzahl vorhanden. Er liegt immer an derselben Stelle, nämlich central am Grunde der vorderen Hälfte (Fig. 1 und 4). Niemals rückt er so weit nach vorne wie der Kern von Lophomonas oder Joenia. Seine Lage stimmt also mit der bei Trichonympha überein. Seine Gestalt ist gleichfalls eine genau kugelige.

Nach den vorliegenden Abbildungen zu urtheilen scheint der Kern von Trichonympha, Joenia u. a. eine eigenartige Struktur zu besitzen. Anders ist es bei der Leidyonella; denn hier stellt der lebende Kern nichts anderes als ein helles wasserklares Bläschen, ohne irgendwelche geformten Einschlüsse vor. Er hat jedoch eine gewisse Festigkeit und wird von einer membranartigen Grenzschichte überzogen, so dass er, wenn aus dem Körper herausgequetscht, nicht platzt. Erst beim allmählichen Absterben, ausser- oder innerhalb des Körpers, entstehen in ihm ganz feine und spärliche Granulationen, welche weder stark glän-

zen noch eine markirte Färbbarkeit besitzen. Auch durch Essigsäure und stark verdünnte Salzsäure (2 pro Mille) werden sie ausgefällt. Sie mögen recht wohl als Nuclein aufzufassen sein, sind aber im Verhältniss zum sog. Kernsaft, der sich übrigens kaum tingirt, von ganz verschwindendem Volumen.

Damit wäre das erschöpft, was wir über den Körperinhalt der Leidyonella zu sagen hätten. Es erübrigt nur noch bestätigt zu werden, dass weder ein Nebenkern (Micronucleus Bütschli), noch ein Schlundrohr, noch andere Organisationselemente verwandter Formen nachzuweisen sind.

Es möchte nur wenig Ciliaten von so einfachem Körperbau geben, abgesehen etwa von den Opalinen, die ja auch Schmarotzer sind und nicht einmal eine Mundöffnung besitzen. Aber auch die meisten Flagellaten sind verhältnissmässig hoch organisirte Thiere, abgesehen wieder von vielen kleinen Formen, die gleichfalls als Parasiten leben. Manche Aehnlichkeiten hingegen führen zu den Gregarinen hin, was ich aber nur, ich möchte sagen, als eine physiologische Verwandtschaft bezeichnen möchte, die durch das beiden Formen eigenthümliche parasitäre Leben bedingt wird. Es gab in der Zoologie eine Zeit, wo man sich besonders an der Construction schöner Stammbäume ergötzte, die einem mittelalterlichen Ritter zur Ehre gereicht hätten. In unbefangener Kurzsichtigkeit stellte man aber nur aufsteigende Reihen dar, ohne daran zu denken, dass zahlreiche Formen rein durch den physiologischen Einfluss ihrer Lebensweise verkümmert sein mussten und daher absteigenden Reihen angehörten. Einer der Ersten, die hierauf aufmerksam wurden, war Anton Dohrn[1]); aber noch heutzutage wird der regressiven Metamorphose ein viel zu geringes Gewicht beigelegt, wenn man die Verwandtschaftsbeziehungen der Thiere unter sich vergleicht. Dies sind die Beweggründe, welche es mir wahrscheinlich machen, dass unter den Protozoen die parasitischen Gregarinen wie auch vermuthungsweise die Trichonymphiden von höher organisirten Formen herzuleiten seien. Bei den ersteren müssen ja schon die so complicirten Fortpflanzungserscheinungen darauf hindeuten. Leider ist über diese nun bei den Tri-

1) Der Ursprung der Wirbelthiere und das Prinzip des Funktionswechsels etc. von Anton Dohrn. Leipzig 1875.

chonymphiden nichts bekannt, so dass sich weitere Spekulationen von selbst verbieten. Ich möchte daher nur kurz über weitere Veränderungen berichten, welche ich an der Leidyonella wahrnahm.

Bereits Leidy fand in Termes flavipes zwei resp. drei verschiedene Formen, von denen die eine recht wohl die Jugendform der andern sein mag. Dementsprechende Jugendstadien fand ich nun nicht. Alle Individuen zeigten vielmehr die oben besprochene Organisation (Fig. 1 und 4) und annähernd dieselben Grössenverhältnisse. Allseitig oder theilweise bewimperte Organismen vermochte ich insbesondere im Termitendarm niemals zu entdecken. Dagegen fand ich gar nicht selten eine andere Erscheinung, welche ich als eine senile Veränderung bezeichnen möchte.

Neben den obigen als normal betrachteten Thierchen kamen nämlich bedeutend grössere vor, welche einen höchst traurigen Eindruck machten, sodass ich zuerst eine Beschädigung derselben vermuthete. Allein bei sorgfältigster Präparation von frisch gefangenen Termiten zeigte sich dasselbe. Die Parasiten bilden nun eine unförmliche sackartige Masse (Fig. 3). Die früher kräftigeren metabolischen Contraktionen haben einem matten Hin- und Herschlappen der sackartigen Hülle Platz gemacht. Wenn man einen mit Flüssigkeit nur mässig angefüllten Sack auf seiner Unterlage etwas hin- und herbewegt, so kann man sich von dieser schlappenden Bewegung eine ungefähre Vorstellung machen.

Manche Individuen besassen ferner weder einen Cilienbusch noch einen Schwanzschopf. Auch die leistenartige Längsstreifung war bloss noch am Vorderende in Spuren anzutreffen. Nur der Plasmainhalt und der übrige Theil der Cuticula boten das normale Verhalten. In dieser waren die Stäbchen, in jenem der Kern und die Nahrungsbestandtheile unverändert sichtbar. Manche dieser Thiere hatten etwa die doppelten Dimensionen der normalen, nämlich eine Länge bis zu 0,4 mm. Sofort musste nun der Gedanke entstehen, dass hier nicht eine neue Form, sondern nur eine mit vermehrtem Wachsthum verknüpfte Umänderung der schon bekannten vorlag. Und in der That gelang es mir weiterhin auch, die Zwischenglieder aufzufinden, nämlich gleichfalls schon sackartige Formen mit Rudimenten des Cilienbusches und Schwanzschopfes (Fig. 3).

Das Interessanteste bei diesen Vorgängen ist, dass unsere Leidyonella in einer Gestalt, wo sie am häufigsten auftritt und am vollkommensten erscheint, nicht den Abschluss ihrer Organisationsfähigkeit erreicht hat. Sie bildet sich vielmehr weiter um, und zwar in rückschreitender Metamorphose. Wir können uns ja vorstellen, dass sie in ihrem Schmarotzerleben nicht mehr des Cilienbusches, noch des Schwanzschopfes bedarf, wesswegen beide verkümmern. Was hilft auch noch der riesige Busch schwerfällig sich bewegender Wimpern in einem Raume, der so beengt ist, dass er unserem Thiere nicht mehr eine selbständige Ortsveränderung gestattet? Anders verhält es sich mit den übrigen Organisationselementen. Die Cuticula mag einen Schutz gegen die mechanische Wirkung des Termitendarmes gewähren, und der Kern wird sehr wahrscheinlich seine Thätigkeit erst bei den Fortpflanzungserscheinungen kundgeben. Beide Gebilde zeigen sich daher durchaus normal, und vor allem der Kern ist dasselbe klare Bläschen wie sonst. Nur hat er an dem Wachsthum des Ganzen in gleichem Maasse theilgenommen, während die Stäbchen der Cuticula in Anordnung, Form und Grösse die gleichen geblieben sind. Bei dem Wachsthum hat sich mithin nur ihre Anzahl vermehrt.

Sehen wir von dem etwas zweifelhaften Munde ab, so bietet die erwachsen-degenerirte Leidyonella ein Bild dar, das ganz besonders an eine monocyste Gregarine erinnert. Hier wie dort eine Cuticula, hier wie dort ein Kern. Eine behäutete Amöbe freilich, namentlich wenn sie der contraktilen Vacuole entbehrt, zeigt keine andere Organisation und ein Flagellat, der auf seine Geissel verzichtet, was ja vorkommt, hat auch nicht mehr aufzuweisen, als die wohl nie fehlende Vacuole.

Nachdem wir nunmehr gesehen haben, dass die von uns als normal betrachteten Individuen noch nicht den Abschluss ihrer Organisation erreicht hatten, lässt sich begreifen, dass an ihnen keine Fortpflanzungserscheinungen wahrnehmbar sind. Leider waren dieselben aber auch an den grossen Individuen nicht aufzufinden, sodass hier die grösste Lücke in meinen Beobachtungen anhebt. Der Kern namentlich, auf den ich ganz besonders achtete, war und blieb derselbe.

Die Empfindlichkeit unserer Thierchen gegen äussere Einflüsse ist schon erwähnt worden. Dies ist ein Grund mehr, wess-

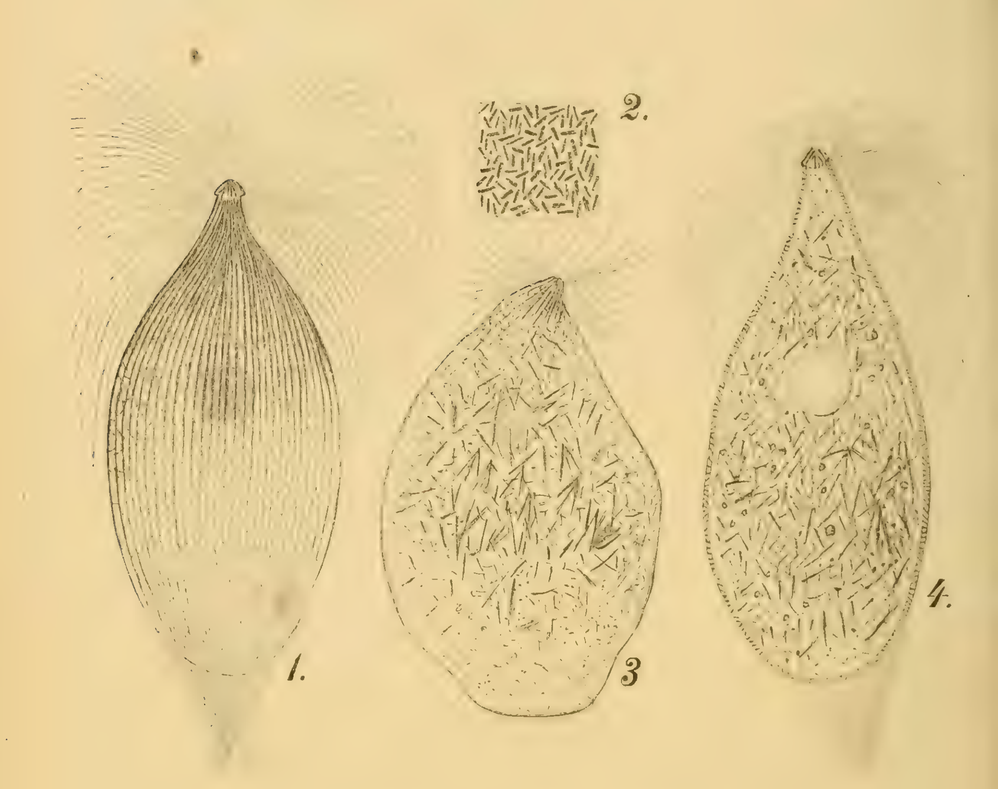
halb die Beobachtungen nicht längere Zeit hindurch fortgesetzt werden konnten, da allemal ein recht rasches Absterben eintrat, das normale wie degenerirte Individuen in gleichem Maasse ergriff. Namentlich Zusatz von Wasser wurde gar nicht vertragen, denn derselbe bewirkte ein kugeliges Aufblähen des Körpers, eine Art von Quellung; auch Speichel erwies sich als schädlich, und ebenso $^1/_2$ bis 1procentige Kochsalzlösung. Waren die Thiere einmal todt, so geschah sehr schnell ihre Auflösung, die ich in erster Linie der Einwirkung des Darmsaftes zuschreiben möchte; denn es ist, wie ich an anderer Stelle besprechen möchte, die Widerstandsfähigkeit der Darmparasiten überhaupt gegen Verdauungsfermente keine so absolute, wie man gemeinhin annimmt, und wenn auch das lebende Gewebe gewöhnlich widersteht, so unterliegt das todte Gewebe doch den allgemeinen Verdauungsgesetzen. Die Verhältnisse liegen hier etwas anders als bei den Geweben anderer Thiere, die ja bekanntlich noch während des Lebens des Gesammtorganismus verdaut werden können [1].

Córdoba (Argentinien), im März 1891 [2].

---

1) Verdauung lebenden Gewebes und Selbstverdauung. Von Joh. Frenzel. Biolog. Centralblatt Bd. VI, Nr. 22 (1887), pag. 681 ff.

2) Diese Mittheilung ist eine derjenigen, welche sich auf meine „Untersuchungen über die mikroskopische Fauna Argentiniens“ beziehen. Die monographische Bearbeitung derselben soll in der „Bibliotheca zoologica“ erfolgen.



Figuren-Erklärung.

Fig. 1. Leidyonella cordubensis n. g. n. sp. Bei hoher Einstellung des Mikroskops, um die Rippenbildung der Cuticula zu zeigen. Vergr. = 300 mal.

Fig. 2. Halbschematische Darstellung der Cuticula von der Fläche gesehen.

Fig. 3. Grosses, degenerirtes Exemplar. Der vordere Zilienschopf und der Schwanz sind stark reducirt. Mittlere Einstellung des Mikroskops. Vergr. = 150 mal.

Fig. 4. Normales Individuum im optischen Durchschnitt, etwa in der Höhe des Kernes. Vergr. = 300 mal.

Ueber die nervösen Elemente in der Retina des Menschen.

Von

A. S. Dogiel,

Professor der Histologie an der Universität Tomsk (Sibirien).

Erste Mittheilung.

Hierzu Tafel XIX—XXII.

In meiner bereits 1883 erschienenen Arbeit[1]) über den Bau der Retina der Knorpelfische (Ganoiden) habe ich zuerst darauf hingewiesen, dass einer der äusseren Zellfortsätze der Nervenzellen des Ganglion retinae stets mehr oder weniger senkrecht zur Neuroepithelschicht verläuft und, zwischen den Elementen dieser Schicht in die Höhe steigend, die Membrana limitans externa erreicht, um an deren äusserer Oberfläche mit einer knopf- oder kolbenförmigen Anschwellung zu endigen. Die Endanschwellung des erwähnten intraepithelialen Zellfortsatzes entsendet gewöhnlich einen feinen varicösen Faden, der sich nicht selten eine ziemliche Strecke ausserhalb der M. lim. externa — bis an die Basis des Aussengliedes der Stäbchen verfolgen lässt. Was die übrigen äusseren — horizontalen — Fortsätze anlangt, so durchziehen sie die äussere reticuläre Schicht und laufen in eigenthümliche körnige Klümpchen aus, welche letzteren in den Nischen der kegelförmigen Anschwellungen der Stäbchen- und Zapfenfüsse liegen.

Meine weiteren Beobachtungen[2]) zeigten, dass auch bei Urodelen die äusseren Fortsätze der bipolaren Nervenzellen sich zu den Elementen der Neuroepithelschicht in ähnlicher Weise verhalten wie in der Retina der Knorpelfische, wobei es sich zugleich erwies, dass die bereits von Landolt beschriebenen und

1) Die Retina der Ganoiden. Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. XXII, 1883.

2) Zur Frage über den Bau der Retina bei Triton cristatus. Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. XXIV, 1884.

seitdem unter dem Namen Landolt'sche Kolben bekannten Gebilde nichts anderes sind, als die intraepithelialen Fortsätze der bipolaren Nervenzellen des Gangl. retinae.

Letzter Zeit gelang es mir[1]), mit Hülfe der Methylenblaufärbung, meine früheren Beobachtungen an den nervösen Elementen der Retina bei Ganoiden und Urodelen (Triton cristatus) zu bestätigen und zu vervollständigen, sowie andererseits die Existenz der intraepithelialen Fäden auch in der Retina der Anuren (Rana esculenta und temporaria), Reptilien (Emys europaea) und Vögel (Taube, Eule) nachzuweisen, woselbst der genannte Faden einem der Zweigchen angehört, welche aus der Theilung der äusseren Zellfortsätze der bipolaren Nervenzellen hervorgehen.

Fast gleichzeitig mit mir gelangte Ramón y Cajal[2]), der die Retina der Vögel nach der von ihm modificirten Golgischen Methode untersuchte, zu Resultaten, welche die Richtigkeit meiner, mittelst des Methylenblau gemachten Beobachtungen bestätigen.

Somit war zur Zeit nur noch eine Klasse der höheren Wirbelthiere, d. h. die der Säuger, übrig geblieben, deren Retina in Bezug auf die besagten Structurverhältnisse von mir nicht untersucht war.

Da mir aber neulich eine ziemlich grosse Zahl hinreichend frischer menschlicher Augäpfel zur Verfügung gestellt wurde, sah ich mich endlich in den Stand gesetzt, diese Lücke auszufüllen und meine früheren Beobachtungen bezüglich der nervösen Elemente in der Menschenretina zu vervollständigen. Hierbei richtete ich unter Anderm meine besondere Aufmerksamkeit auch auf die „intraepithelialen Nervenfäden" die, wie bereits erwähnt, bei sämmtlichen Wirbelthierklassen, mit Ausnahme der Säuger, von mir beschrieben worden waren.

Im Nachstehenden beabsichtige ich nun die Resultate meiner Untersuchungen betreffs der nervösen Elemente der Neuroepithel-

1) Ueber das Verhalten der nervösen Elemente in der Retina der Ganoiden, Reptilien, Vögel und Säugethiere. Anat. Anzeiger Nr. 4 und 5, 1888. — Ueber die nervösen Elemente in der Netzhaut der Amphibien und Vögel. Anatom. Anzeiger Nr. 11 u. 12, 1888.

2) Sur la morphologie et les connexions de la rétine des oiseaux Anatom. Anzeiger Nr. 4, 1889.

schicht, des Gangl. retinae, des Gangl. nervi optici und der W. Müller'schen Spongioblasten darzulegen.

Die **Neuroepithelschicht** (Schicht der Sehzellen) (Fig. 1 u. 2 $_1$). Als Bestandtheile dieser Schicht treten, abgesehen von den Stäbchen und Zapfen (den langen und den kurzen Sehzellen), noch besondere Nervenzellen auf, die, zwischen den Füssen der Neuroepithelzellen liegend, an die Aussenfläche der äusseren reticulären Schicht stossen (Fig. 2 d).

Die Stäbchen (langen Sehzellen) werden durch Methylenblau nur in dem Falle gefärbt, dass eine möglichst frische Retina einer ziemlich lange dauernden Einwirkung des Farbstoffes ausgesetzt wird, hierbei nehmen aber nur die Innenglieder der Stäbchen den Farbstoff auf, während die Aussenglieder ungefärbt bleiben (Fig. 1 u. 2 b). Was das Innenglied der Stäbchen betrifft, so färben sich nicht alle Theile desselben gleich intensiv: soviel ich bemerken konnte, färbt sich das Stäbchenellipsoid viel intensiver als die übrigen Theile der Zelle. Die Stäbchenkerne sind anfangs fast gar nicht tingirt, nehmen aber nach und nach stärkere Färbung an, bis sie endlich blau erscheinen. Die in spärlicher Menge den Kern umgebende Zellsubstanz der Sehzelle färbt sich stets intensiver als der letztere selbst. Die kegelförmigen Anschwellungen der Stäbchenfüsse werden schwach gefärbt und erscheinen nicht scharf begrenzt, mit Ausnahme einer eng umschriebenen Stelle, welche an dem der äusseren reticulären Schicht zugewandten inneren Ende der Zelle gelegen ist und hier in Gestalt eines intensiver tingirten Punktes oder Klümpchens erscheint (Fig. 1 u. 2 b).

Die Zapfen (breiten Sehzellen) werden durch Methylenblau in ähnlicher Weise, obgleich schwächer gefärbt als die Stäbchen; am intensivsten färbt sich das Zapfenellipsoid, welches gewöhnlich körnig oder längsgestreift erscheint. Die Zapfenkerne sind, je nach der Intensität der Färbung überhaupt, entweder ganz farblos oder aber intensiv blau tingirt. Die Zapfenfüsse sowie deren kolbige Anschwellungen nehmen eine schwache Färbung an, wobei die, der äusseren reticulären Schicht zugekehrten Oberflächen der Zapfenkegel ausgehöhlt sind und daher in der Profilansicht sichelförmig erscheinen (Fig. 1 und 2 c). Von den Fäden, wie sie Tartuferi[1]) (vergl. dessen

1) Sulla anatomia della retina. Torino 1887.

Fig. 1 a, Tafel VIII a) an dem Rande der kegelförmigen Verbreiterungen der Sehzellenfüsse abbildet, ist an Methylenblaupräparaten nichts zu sehen.

Obgleich ich eine grosse Zahl von Präparaten mit sehr vollständiger Färbung der nervösen Elemente der Retina sorgfältig durchmusterte, gelang es mir dennoch keinmal, den directen Zusammenhang zwischen den Füssen der Neuroepithelzellen und den Ausläufern der Zellenelemente des Gangl. retinae zu bemerken. Der Umstand, dass unter gewissen Bedingungen die Stäbchen und Zapfen sich durch Methylenblau färben, spricht an und für sich noch keineswegs zu Gunsten ihrer nervösen Natur, da nicht selten viele Zellen des Epithelialgewebes, glatte Muskeln u. a. auf ähnliche Weise gefärbt werden, besonders wenn das betreffende Gewebe einer längeren Einwirkung des Farbstoffes ausgesetzt war.

Die Schicht der subepithelialen Nervenzellen (Fig. 2 d) besteht aus einer einfachen Lage runder, birnförmiger oder ovaler Elemente, die, wie wir weiter unten sehen werden, den bipolaren Zellen des Gangl. retinae nicht nur sehr ähneln, sondern mit denselben sogar vollkommen identisch sind. Der innere, nicht selten mehr oder weniger verjüngte Theil des Zellkörpers liegt entweder der Aussenfläche der äusseren reticulären Schicht an oder ragt sogar in die genannte Schicht vor, während der übrige, grössere Theil des Zellkörpers innerhalb der Neuroepithelschicht, zwischen Stäbchen- und Zapfenfüssen liegt. Die Grösse dieser Zellen beträgt etwa 0,007—0,010 mm.

Eine jede dieser Zellen enthält einen ziemlich grossen runden Kern, der in Methylenblau sehr intensiv gefärbt wird, wogegen die Zellsubstanz selbst eine schwächere Färbung annimmt. Der innere, der reticulären Schicht zugewandte Theil der Zelle entsendet gewöhnlich mehrere feine varicöse Fortsätze, von denen die einen (3—4) im Niveau der genannten Schicht hinziehen, während ein anderer in verticaler Richtung in die innere Körnerschicht tritt und sich von hier in die innere reticuläre Schicht einsenkt. Die ersteren dieser Fortsätze können äussere oder horizontale, letzterer aber der innere oder verticale Fortsatz genannt werden (Fig. 2 d).

Die äusseren (horizontalen) Fortsätze gehen gleich nach ihrem Austritte aus dem Zellkörper nach verschiedenen

Richtungen auseinander, wobei sie der Netzhautoberfläche parallel, innerhalb der äusseren reticulären Schicht verlaufen; ein jeder dieser Fortsätze zerfällt schliesslich in mehrere, überaus feine, varicöse Zweige; diese letzteren lösen sich ihrerseits in je 2—3 oder noch mehr dünne varicöse Fäden auf. Diese, den äusseren Zellfortsätzen entstammenden Fäden bilden ein Flechtwerk und verschmelzen schliesslich sowohl mit einander als auch mit den Nervenfäden, welche den gleichartigen Fortsätzen der bipolaren Nervenzellen des Gangl. retinae entstammen. Derart entsteht ein innerhalb der äusseren reticulären Schicht gelegenes dichtes Netzwerk (Fig. 2).

Abgesehen von den horizontalen Fortsätzen besitzen sämmtliche subepitheliale Nervenzellen noch einen feinen varicösen Fortsatz, der an dem in die Neuroepithelschicht vorragenden Zelltheile entspringt und in senkrechter Richtung nach aussen geht, so dass er zwischen den Innengliedern der Stäbchen und Zapfen eine Strecke weit zu verfolgen ist (Fig. 2e). Nicht selten geht ein solches intraepitheliales Aestchen aus einem der äusseren Zellfortsätze hervor, oder der letztere verläuft anfangs horizontal in der äusseren reticulären Schicht und biegt dann nach aufwärts um, indem er selbst in ein intraepitheliales Aestchen sich verwandelt. Die schon beschriebenen intraepithelialen Nervenästchen sind, wie wir weiter unten sehen werden, den entsprechenden Fortsätzen der bipolaren Nervenzellen des Gangl. retinae völlig homolog.

Der innere (verticale) Fortsatz begiebt sich, ohne in der äusseren reticulären Schicht sich zu verästeln, direct durch die innere Körnerschicht hindurch in die innere reticuläre Schicht, durchsetzt fast die ganze Dicke dieser letzteren, um schliesslich an deren Innenfläche, ähnlich den inneren Fortsätzen der bipolaren Nervenzellen des Gangl. retinae, in ein ganzes Büschel feiner varicöser Fäden zu zerfallen (Fig. 2).

Manchmal trägt der verjüngte innere Theil der Zelle einen einzigen, derben und kurzen Fortsatz, der innerhalb der äusseren reticulären Schicht mehrere feine varicöse Seitenästchen abgiebt, wie es z. B. aus Fig. 2 ersichtlich ist; drei oder vier von ihnen verlaufen in der genannten Schicht, während ein anderer als directe Verlängerung des Hauptfortsatzes in die innere reticuläre Schicht eindringt und als verticaler Fortsatz erscheint.

Es können also in der That die subepithelialen Nervenzellen nicht als Gebilde sui generis betrachtet werden, sondern sie sind lediglich durch ihre eigenthümliche Lage modificirte bipolare Nervenzellen des Gangl. retinae, da sie sowohl in ihrer Form und Grösse, als auch — und das ist die Hauptsache — in dem Verhalten ihrer Ausläufer zu den beiden reticulären Schichten und zu der Neuroepithelschicht mit den letztgenannten Nervenzellen übereinstimmen.

Angesichts der vollkommenen Aehnlichkeit der beschriebenen Zellen mit den bipolaren Zellen des Gangl. retinae erscheint die Annahme sehr wahrscheinlich, dass die varicösen Endverästelungen der inneren Zellfortsätze der erstgenannten Zellen in der Tiefe der inneren reticulären Schicht durch gegenseitige Verbindung unter einander ein Nervennetz bilden.

Körnerschicht (innere Körnerschicht H. Müller) (Fig. 1 u. 2, $_3$). Sämmtliche Zellenelemente der Körnerschicht lassen sich, je nach dem Verhalten ihrer Ausläufer zu den äusseren und inneren Schichten der Retina, in zwei Gruppen theilen. Zu der ersten Gruppe (Ganglion retinae W. Müller) gehören diejenigen Zellen, deren Fortsätze grösstentheils in den äusseren Netzhautschichten (in der Neuroepithel- und in der äusseren reticulären Schicht oder aber ausschliesslich in dieser letzteren) verlaufen, während der übrige, kleinere Theil der Fortsätze in den inneren Schichten der Retina (in der inneren reticulären und in der Nervenfaserschicht oder aber ausschliesslich in letzterer) zu finden ist. Zur zweiten Gruppe rechne ich diejenigen Zellen, deren Fortsätze zu den äusseren Netzhautschichten in keiner directen Beziehung stehen, sondern sämmtlich in der inneren reticulären Schicht liegen. Die zu letztgenannter Gruppe gehörigen, von W. Müller „Spongioblasten" genannten Zellen stehen dem Gangl. n. optici viel näher als dem Gangl. retinae. In Betracht dessen, dass sämmtliche Fortsätze der Zellen letztgenannter Gruppe mit denen der Zellen des Gangl. n. optici in der inneren reticulären Schicht liegen, und dass ferner einige dieser Zellen denen des Gangl. n. opt. durchaus gleich erscheinen und mit selbigen in nahem Zusammenhange stehen, halte ich es für richtiger, die fraglichen Zellen ganz aus der Körnerschicht auszuscheiden und sie im Anschluss an die Beschreibung der nervösen Elemente des Gangl. n. opt. als gesonderte Gruppe aufzuführen.

In den Bestand der ersten Gruppe treten, wie dies z. Th. schon von Tartuferi[1]), mir[2]) und Ramón y Cajal[3]) dargelegt wurde, drei Arten von Zellen, nämlich:

1) die grossen sternförmigen Zellen (grosse cellule superficiali — Tartuferi);
2) die kleinen sternförmigen Zellen (cellule superficiali di grandezza media o cellule stellate — Tartuferi);
3) die bipolaren Zellen (cellule a pennachia — Tartuferi).

Die Zellen der ersten und zweiten Art bilden eine einfache Lage, welche an die Innenfläche der äusseren reticulären Schicht angrenzt, dagegen trifft man die die Hauptmasse des Gangl. retinae bildenden Zellen der dritten Art in verschiedener Entfernung von der äusseren reticulären Schicht, zwischen dieser letzteren und der inneren reticulären Schicht.

1) Die grossen sternförmigen Zellen (Fig. 1 d, Fig. 3 a, Fig. 4 und 5) liegen nahe bei einander und berühren die Innenfläche der äusseren reticulären Schicht. Gewöhnlich ragt sogar der Zellkörper dieser Zellen etwas in die genannte Schicht vor und erscheint hier plattgedrückt, während der in dem Gangl. retinae liegende grössere Theil des Zellkörpers nicht selten mehr oder weniger ausgedehnt erscheint, so dass die ganze Zelle die Form einer Pyramide darbietet, mit zur äusseren reticulären Schicht gekehrter Basis (Fig. 1 d u. 3 a). Im mittleren Theile der Zelle liegt ein grosser, runder oder ovaler Kern, der durch Methylenblau sehr intensiv gefärbt wird, wohingegen die Zellsubstanz eine schwächere Färbung annimmt. Die Grösse der sternförmigen Zellen schwankt zwischen 0,010—0,020 mm. Die Zahl derselben muss eine sehr beträchtliche sein, da vornehmlich oder fast ausschliesslich diese Zellen es sind, welche als Bestandtheil der äusseren Schicht des Gangl. retinae auftreten. Oft liegen mehrere dieser Zellen so nahe bei einander, dass sie sich fast berühren.

Eine jede sternförmige Zelle entsendet 7—10—15 und noch mehr Fortsätze. Ein Theil (5—14 und mehr) von diesen Fortsätzen bleibt ausschliesslich im Bereiche der äusseren reticulären

1) l. c.
2) l. c.
3) l. c.

Schicht — äussere oder horizontale Fortsätze —, andere dagegen (in der Zahl von 1—3) dringen senkrecht oder schräg in die innere reticuläre Schicht ein — innere oder verticale Fortsätze —, und einer endlich senkt sich in die Nervenfaserschicht ein —, Axencylinderfortsatz.

Die äusseren Fortsätze (horizontale Fortsätze nach Tartuferi) (Fig. 1 d, Fig. 3 a, Fig. 4 a) entspringen grösstentheils von demjenigen Theile des Zellkörpers, welcher in der äusseren reticulären Schicht liegt. Sie gehen nach verschiedenen Richtungen hin, behalten aber dabei einen horizontalen, der Netzhautoberfläche parallelen Verlauf. Die Dicke dieser Fortsätze ist sehr verschieden, und gewöhnlich trifft man neben ziemlich derben Fortsätzen sehr feine, welche in Gestalt dünner Fäden erscheinen. In grösserer oder geringerer Entfernung von dem Zellkörper, nicht selten aber fast dicht an seiner Ursprungsstelle, zerfällt ein jeder dieser Ausläufer in mehrere, bald kürzere, bald ziemlich lange varicöse Zweige, welche sich mit den Fortsätzen und secundären Verzweigungen der benachbarten sternförmigen, subepithelialen und bipolaren Zellen des Gangl. retinae mannigfach durchkreuzen und verflechten. Nicht selten streift einer der Fortsätze einer sternförmigen Zelle im Vorbeiziehen die Oberfläche einer anderen gleichartigen Zelle, und daher gewinnt es besonders an Flächenpräparaten oft den Anschein, als ob mehrere sternförmige Zellen durch ihre Fortsätze mit einander direct zusammenhingen (Fig. 4).

Sämmtliche durch Theilung der Zellfortsätze entstandenen Verästelungen senden während ihres Verlaufes eine gewisse Zahl meist kurzer, varicöser lateraler Fäden, welche den entsprechenden Fäden der nächstliegenden sternförmigen Zellen entgegen laufen. Gewöhnlich treten 2—3 verschiedenen Zellen angehörige Fäden zusammen und lösen sich sodann in Bündel kurzer und äusserst feiner Fibrillen auf. Letztere verbinden sich mit einander und bilden ein dichtes Netz, welches einen geringen, eng umgrenzten Raum einnimmt. Diese terminalen Netzchen liegen in der äusseren reticulären Schicht (Fig. 3 c, Fig. 4 d). Die zu den Terminalnetzen zusammentretenden Fibrillen zeigen oft einen mehr oder weniger gewundenen Verlauf und sind beständig mit kleinen Varicositäten besetzt. Die dichten, eng umschriebenen Netzchen ähneln daher körnigen Klümpchen, in denen die Aus-

läufer der sternförmigen Zellen zu enden scheinen. Indess haben wir es hier thatsächlich mit eng umschriebenen terminalen Nervennetzen zu thun, von denen ein jedes die gegenseitige Verbindung der äusseren Fortsätze mehrerer grosser sternförmiger Zellen vermittelt.

Bei unvollständiger Nervenfärbung will es oft scheinen, als ob viele von den Theilungsfäden der sternförmigen Zellen direct in Bündel feiner und kurzer Fibrillen zerfielen, ohne mit einander in irgend einer Weise zusammen zu hängen (s. mehrere solche in Fig. 4).

Was die Lageverhältnisse der äusseren Fortsätze nebst deren Verästelungen innerhalb der äusseren reticulären Schicht anlangt, so ist es an Schnitt- und Flächenpräparaten ersichtlich, dass die Fortsätze von grösserer Länge zunächst parallel der Netzhautoberfläche in der genannten Schicht dahinziehen und dann nach aussen umbiegen, um in Gemeinschaft mit den gleichartigen Fortsätzen der Nachbarzellen die oben beschriebenen terminalen Netzchen zu bilden. Letztere liegen an der äusseren Fläche der reticulären Schicht, dicht unter den kegelförmigen Verbreiterungen der Sehzellenfüsse (Fig. 3). Die anderen, verhältnissmässig kürzeren Fortsätze und deren secundäre Verzweigungen wenden sich gewöhnlich gleich von ihrem Ursprunge an schräg oder vertical nach aussen und gehen in einem Niveau mit den längeren Fortsätzen in die terminalen Netze über (Fig. 3). Welch eine Bedeutung die beschriebenen terminalen Netzchen haben, ist vorläufig schwer zu sagen; indess ist es sehr wahrscheinlich, dass namentlich diese Netzchen es sind, die von mir bereits längst unter dem Namen „körnige Klümpchen“ sowohl in der Retina der Ganoiden[1]) und Urodelen[2]) als auch in der Menschenretina[3]) beschrieben wurden.

Einen Zusammenhang der fadenförmigen Endverästelungen der äusseren Fortsätze der sternförmigen Zellen mit den Ausläufern der bipolaren Zellen des Gangl. retinae, wie ihn Tartu-

---

1) l. c.

2) l. c.

3) Ueber die Retina des Menschen. Internat. Monatsschr. Bd. I, Heft 2 und 3, 1884.

feri[1]) auf seiner Taf. VIII^a_a Fig. 3a abbildet, konnte ich nicht gewahren.

Die inneren Fortsätze — verticale Fortsätze (Tartuferi) (Fig. 1, 3 und 4b), deren Zahl 1—2, selten 3 beträgt, entspringen an dem inneren, mehr oder weniger lang ausgezogenen Theile des Zellkörpers, d. h. an dem in das Gangl. retinae vorragenden Zelltheile; indess sehen wir diese Fortsätze bisweilen aus einem der dicken äusseren Zellfortsätze hervorgehen, wie dies auch Tartuferi mit Recht angibt. Sie sind nicht selten von beträchtlicher Stärke und durchsetzen in verticaler oder in schräger Richtung die ganze Dicke der Körnerschicht, bis sie endlich, grösstentheils in einigem Abstande von der Aussenfläche der inneren reticulären Schicht, in mehrere feinere Aeste zerfallen. Letztere dringen in die innere reticuläre Schicht ein und theilen sich hier auf's Neue in eine gewisse Anzahl feiner varicöser Fäden. Diese Theilungsfäden schlagen in der Tiefe der reticulären Schicht, nahe deren Innenfläche, eine horizontale Richtung ein, verflechten sich unter einander und bilden durch Vereinigung mit gleichartigen Theilungsfäden benachbarter sternförmiger Zellen ein Nervennetz. Dieses Netz liegt constant in einer gewissen Höhe der reticulären Schicht und steht zur Nervenfaserschicht in keiner näheren Beziehung, d. h. es dient nicht mit zur Bildung der Axencylinder der Nervenfasern.

In vielen Fällen spaltet sich der innere Fortsatz fast dicht an seinem Ursprunge in 2—3 Zweige (Fig. 3) oder er durchsetzt ungetheilt die Dicke der inneren reticulären Schicht und, an dem oben erwähnten Niveau der genannten Schicht angelangt, zerfällt er plötzlich in ein ganzes Bündel varicöser Fäden, die sich an der Bildung des Nervennetzes betheiligen.

Der Axencylinderfortsatz (Fig. 4c) entspringt direct von dem Zellkörper der sternförmigen Zelle oder manchmal von der Basis eines der dicken äusseren Zellfortsätze und in sehr seltenen Fällen endlich an der Basis des inneren Fortsatzes.

Gewöhnlich erscheint der an dem Zellkörper entspringende Fortsatz an seinem Ursprunge verdickt, wird darauf rasch dünner, um aber bald wieder seine ursprüngliche Stärke fast zu erreichen und behält nun in seinem ganzen weiteren Ver-

1) l. c.

laufe eine beträchtliche Stärke. Nicht selten bietet der Axencylinderfortsatz bereits von Anfang an die Gestalt einer mehr weniger dicken Faser, die oft varicös ist. Die varicösen Verdickungen erscheinen als runde oder ovale Gebilde von verschiedener Grösse.

Seinem Aussehen und sogar seiner Dicke nach unterscheidet sich der Axencylinderfortsatz der sternförmigen Zellen keineswegs von den anderen, in den Bestand der Nervenfaserschicht der Retina tretenden Axencylindern.

Die Axencylinderfortsätze sämmtlicher Zellen verlaufen anfangs innerhalb der äusseren reticulären Schicht, mit den äusseren Fortsätzen der genannten Zellen, in horizontaler Richtung, d. h. parallel der Netzhautoberfläche (Fig. 4). Während ihres Verlaufes in der reticulären Schicht zeigen sie häufige Biegungen nach der oder jener Seite hin, kreuzen sich mit einander sowie mit den äusseren Fortsätzen, streifen hierbei nicht selten die Oberfläche der am Wege liegenden Zellen und sammeln sich manchmal in gesonderte Bündel. An Flächenpräparaten können die beschriebenen Fortsätze leicht auf grösseren Strecken verfolgt werden (Fig. 4). Soweit ich bemerken konnte, gehen diese Fortsätze nicht nach einer, sondern nach verschiedenen Richtungen hin; indessen gelang es mir, trotz einer grossen Zahl sorgfältig untersuchter Präparate, dennoch nie, an dem oder an jenem dieser Fortsätze einen lateralen Ausläufer wahrzunehmen. Ein jeder Axencylinderfortsatz ändert, nachdem er vorher eine grosse Strecke in der äusseren reticulären Schicht zurückgelegt, seine ursprüngliche horizontale Richtung, indem er umbiegt und mehr oder weniger vertical fast die ganze Dicke der Retina bis an die Nervenfaserschicht durchsetzt, woselbst er nebst anderen Nervenfasern wiederum in horizontaler Richtung weiterzieht.

Manchmal treten mehrere Axencylinderfortsätze, bevor sie in die äussere reticuläre Schicht eindringen, zu einem Bündel zusammen und durchsetzen dann in verticaler Richtung die Körnerschicht und die innere reticuläre Schicht, um sich schliesslich in die Nervenfaserschicht einzusenken. Um den Verlauf des Axencylinderfortsatzes in seiner ganzen Länge verfolgen und klarlegen zu können, sind Flächenpräparate der Retina erforderlich, und eignet sich hierzu namentlich der dünnere, an die Ora serrata angrenzende Theil der Netzhaut; — hat man an einem solchen

Präparate einen der Axencylinderfortsätze zur Beobachtung ausgewählt, so lässt sich dessen Verlauf bei entsprechender Aenderung der Focalstellung leicht bis in die Nervenfaserschicht verfolgen. An Schnittpräparaten dagegen gelingt es nie, den ganzen Verlauf des Axencylinderfortsatzes zu veranschaulichen, da er, wie bereits erwähnt, schon vor seinem Austritte aus der äusseren reticulären Schicht, eine sehr grosse Strecke in derselben durchläuft.

2) Die kleinen sternförmigen Zellen (Fig. 3b; Fig. 6) liegen, gleich den grossen Zellen, der Innenfläche der äusseren reticulären Schicht unmittelbar an, wobei nicht selten ein Theil des Zellkörpers mehr weniger weit in die genannte Schicht vorragt. Sie haben eine unregelmässige sternförmige Gestalt und unterscheiden sich, an Flächenpräparaten betrachtet, von den daneben liegenden grossen sternförmigen Zellen hauptsächlich durch ihre geringere Grösse und ausserdem noch dadurch, dass ihre äusseren Fortsätze eine Menge feiner varicöser Fäden und Zweigelchen entsenden, was diesen Zellen ein besonders reich verzweigtes Aussehen verleiht.

Der Zellkörper beherbergt einen kleinen, runden oder ovalen Kern, der durch Methylenblau viel intensiver gefärbt wird als die übrigen Bestandtheile der Zelle. Die Grösse der beschriebenen Zellen beträgt 0,0070—0,0102 mm., und ihre Zahl ist meinen Beobachtungen zufolge weit geringer als die der grossen sternförmigen Zellen. Die kleinen sternförmigen Zellen entsenden, ähnlich den grossen, 4—12 und noch mehr äussere oder horizontale Fortsätze, einen oder zwei, bisweilen drei innere (verticale) und einen Axencylinderfortsatz. Was die Lage sämmtlicher, soeben aufgeführter Fortsätze, ihr Verhalten zu den verschiedenen Netzhautschichten etc. anlangt, so wiederholt sich hier das Nämliche, was bereits hinsichtlich der entsprechenden Fortsätze der grossen sternförmigen Zellen dargelegt wurde.

Die äusseren Fortsätze (Fig. 3, Fig. 6a) lösen sich in der äusseren reticulären Schicht in eine Menge feiner varicöser Zweigelchen und Fäden auf, die ihrerseits wiederum in Büschel kurzer und äusserst feiner Fibrillen zerfallen. Letztere vereinigen sich mit ähnlichen Fibrillen, welche benachbarten, grossen und kleinen sternförmigen Zellen entstammen und solcherweise

kommt es zur Bildung der bereits oben beschriebenen Terminalnetze.

Die inneren Fortsätze (Fig. 3) treten in die innere reticuläre Schicht ein, um in der Tiefe derselben mit den entsprechenden Fortsätzen der grossen sternförmigen Zellen an der Bildung des Nervennetzes Theil zu nehmen.

Betreffend schliesslich den Axencylinderfortsatz (Fig. 6c), so entspringt derselbe unmittelbar an dem Zellkörper, seltener an einem der dicken äusseren Fortsätze und erscheint in Gestalt eines feinen, mit varicösen Verdickungen verschiedener Grösse besetzten Fadens. Er zieht eine beträchtliche Strecke weit in der äusseren reticulären Schicht dahin, tritt dann aus derselben aus und dringt gleich den Axencylinderfortsätzen der grossen sternförmigen Zellen in die Nervenfaserschicht ein.

Mithin unterscheiden sich die kleinen sternförmigen Zellen von den grossen, abgesehen von ihrer geringeren Grösse, noch durch grössere Feinheit ihrer Ausläufer, von denen die äusseren in eine Masse feiner Zweigelchen zerfallen. Mittelst der angegebenen Merkmale lassen sich die beschriebenen Zellen leicht von den in einer Höhe mit ihnen liegenden grossen sternförmigen Zellen unterscheiden.

Tartuferi[1]) sondert die kleinen sternförmigen Zellen als eine besondere Kategorie der zelligen Elemente der Retina aus und gibt ihnen, wie wir bereits gesehen, den Namen „cellule superficiali di grandezza media o cellule stellate“; seiner Meinung nach besitzen diese Zellen nur äussere (horizontale) Fortsätze. Aus der von uns gelieferten Beschreibung aber ist es ersichtlich, dass die kleinen sternförmigen Zellen mit vollem Rechte in die Kategorie der grossen sternförmigen Zellen eingereiht werden können, da sie nur als eine Modification desselben Zellentypus erscheinen.

Abgesehen von dem soeben Dargelegten muss ich noch hinzufügen, dass man an der Oberfläche des in der äusseren reticulären Schicht liegenden Theiles der grossen sowie der kleinen sternförmigen Zellen nicht selten eine eigenthümliche, mehr oder weniger breite Streifung wahrnimmt. Diese Streifungen färben sich, wie es z. B. aus Fig. 5a ersichtlich, recht intensiv und treten

1) l. c.

dann um so schärfer hervor; sie sind übrigens schon längst von mir [1]) beschrieben worden und stellen wahrscheinlich nichts anderes dar, als Leistchen an der Zellenoberfläche, hervorgebracht durch den Druck seitens eng anliegender Fortsätze der Nachbarzellen.

Der directe Uebergang der Axencylinderfortsätze der grossen und kleinen sternförmigen Zellen in die Nervenfaserschicht der Retina und die völlige Aehnlichkeit der genannten Zellen mit den kleinen Nervenzellen des Kleinhirns (Golgi, Ramón y Cajal) sprechen unzweifelhaft zu Gunsten der nervösen Natur dieser Zellen.

3) Die bipolaren Zellen (Fig. 1 e) bilden die Hauptmasse der Körnerschicht. Ihre Form und Lage sind bereits von fast allen den Beobachtern, welche die Retina zum Object ihrer Untersuchungen machten, mit genügender Ausführlichkeit erörtert worden. Was die Gestalt dieser Zellen betrifft, so wird selbige durch ihre Lage beeinflusst: diejenigen von ihnen, welche der äusseren reticulären Schicht näher liegen, haben eine unregelmässige, abgerundete Form, während die übrigen Zellen sämmtlich eine ovale oder spindelige Form darbieten. Unter dem Einflusse des Methylenblaus färbt sich die Zellsubstanz meist schwächer als die Kerne, welche letztere eine tiefblaue Farbe annehmen. Eine jede bipolare Zelle sendet einen oder aber mehrere äussere (horizontale) und einen inneren (verticalen) Fortsatz.

Die äusseren Fortsätze (Fig. 1 und 2) gehen aus dem Zellkörper selbst hervor. Eine jede dieser Zellen besitzt entweder einen oder mehrere (2—5 und mehr) äussere Fortsätze, je nachdem wie weit der Zellkörper einer gegebenen Zelle von der Innenfläche der äusseren reticulären Schicht absteht: tritt die Zelle sehr nahe an die Oberfläche der genannten Schicht oder liegt sie derselben sogar dicht an, so sehen wir gewöhnlich mehrere Fortsätze, welche sämmtlich an dem, der genannten Schicht zugekehrten Zelltheile entspringen; im entgegengesetzten Falle aber läuft das äussere Zellende in einen einzigen, ziemlich dicken und mehr weniger langen Fortsatz aus; letzterer tritt meist ungetheilt an die äussere reticuläre Schicht heran und zer-

1) l. c.

fällt hier oder erst nach seinem Eintritte in die genannte Schicht in eine gewisse Zahl feiner varicöser Fäden.

Im ersteren Falle dringen die äusseren Fortsätze in Gestalt sehr feiner Zweige in verticaler oder schräger Richtung in die reticuläre Schicht ein und durchsetzen selbige fast bis an ihre äussere Oberfläche (Fig. 1 und 2), woselbst einer dieser Fortsätze in die Neuroepithelschicht eindringt — intraepithelialer Zweig — während die übrigen innerhalb der reticulären Schicht horizontal verlaufen — horizontale Zweige. Der intraepitheliale Zweig verläuft nach seinem Eintritte in die Epithelschicht mehr oder weniger gewunden zwischen den Füsschen und den Innengliedern der Stäbchen und Zapfen und kann bis an die m. l. externa verfolgt werden, in deren Niveau er nicht selten mit einer variösen Verdickung endet (Fig. 1 f).

Manchmal sah ich, wie dieser oder jener intraepitheliale Zweig, bevor er in die Epithelschicht eingedrungen war, in der äusseren reticulären Schicht horizontal verlief und, nachdem er in dieser letzteren eine gewisse Strecke durchlaufen hatte, schliesslich nach aussen umbog und in das Neuroepithel eindrang. Gewöhnlich färben sich die intraepithelialen Zweige oder, richtiger gesagt, Fäden ähnlich den übrigen äusseren Ausläufern in Methylenblau sehr intensiv und sind daher zwischen den ungefärbten oder nur schwach gefärbten Stäbchen und Zapfen sehr leicht heraus zu finden.

Im zweitgenannten Falle, d. h. wenn die bipolare Zelle, wie bereits erwähnt, mit einem einzigen äusseren Fortsatze versehen ist, wendet sich dieser letztere gegen die reticuläre Schicht, dringt in dieselbe ein und sendet sofort mehrere feine varicöse Seitenäste — horizontale Zweige — (Fig. 1); letztere ziehen in der genannten Schicht weiter, während hingegen der Hauptfortsatz selbst nicht selten in Gestalt eines ziemlich dicken varicösen Fadens in die Neuroepithelschicht eindringt und zwischen den Zellen dieser Schicht bis an das Niveau des m. l. externa emporsteigt, d. h. also in einen intraepithelialen Nervenfaden sich umwandelt (Fig. 1).

Anlangend die horizontalen Zweige sämmtlicher bipolarer Zellen überhaupt, so ziehen sie der reticulären Schicht entlang, verflechten sich mit den gleichartigen Aestchen sternförmiger, subepithelialer und anderer bipolarer Zellen und zerfallen darauf

in eine Menge kurzer und überaus feiner varicöser Fädchen. Letztere verschmelzen mit ähnlichen Fäden, die den äusseren Fortsätzen subepithelialer und anderer bipolarer Zellen entstammen und bilden schliesslich ein, in der äusseren reticulären Schicht gelegenes, dichtes Nervennetz. Bis jetzt ist es mir noch keinmal gelungen, den Zusammenhang der äusseren Fortsätze bipolarer Zellen mit denen der sternförmigen Zellen oder mit den Elementen der Neuroepithelschicht zu constatiren.

Gewöhnlich ist der Bezirk, auf welchen sich sämmtliche äussere Fortsätze einer bipolaren Zelle mit den secundären Verästelungen erstrecken, sehr begrenzt und namentlich weit kleiner als der, welcher von den Verästelungen einer sternförmigen Zelle beansprucht wird.

Der innere (verticale) Fortsatz (Fig. 1 und 2) entspringt an dem, der inneren reticulären Schicht zugewandten Theile des Zellkörpers der bipolaren Zelle oder seltener an der Basis eines ihrer äusseren Fortsätze und erscheint in Gestalt eines sehr feinen, varicösen Fadens.

Er geht gewöhnlich in fast verticaler Richtung zur inneren reticulären Schicht, dringt in dieselbe ein und zerfällt darauf in ein ganzes Büschel nach verschiedenen Seiten auseinander gehender feiner und kurzer varicöser Fädchen, wie dies zuerst von Tartuferi[1]) (beim Menschen und den Säugern), mir[2]) (bei Säugern, Vögeln, Reptilien, Amphibien und Knorpelfischen) und Ramón y Cajal[3]) (bei Vögeln) nachgewiesen worden ist.

Die Stelle, an der der innere Zellfortsatz in die einzelnen Fäden zerfällt, bildet an Flächenpräparaten eine sternförmige Figur, deren Mittelpunkt dem etwas verdickten Ende des inneren Fortsatzes und deren Strahlen den, von diesem gemeinsamen Mittelpunkte nach allen Seiten ausgehenden Theilungsfäden entsprechen.

Das Niveau, in dem der innere Fortsatz in der reticulären Schicht in das Fadenbüschel zerfällt, ist meinen Beobachtungen zufolge nicht für alle bipolaren Zellen gleich. Die der äusseren reticulären Schicht am nächsten liegenden Zellen senden ihre

1) l. c.
2) l. c.
3) l. c.

inneren Fortsätze fast durch die ganze Dicke der inneren reticulären Schicht; hier zerfallen die genannten Fortsätze nahezu in einem und demselben Niveau in die Fadenbüschel, welche letzteren durch Vereinigung mit einander ein engmaschiges Nervennetz bilden. Gehen wir zur nächstfolgenden Zellenreihe über, so bilden deren innere Fortsätze resp. deren Theilungsfäden in ähnlicher Weise, wie die ersteren, ein zweites Nervennetz, welches dem erstbeschriebenen zunächst und etwas nach aussen von demselben liegt u. s. w. Von den inneren Ausläufern endlich, welche der, der inneren reticulären Schicht am nächsten liegenden Zellenreihe entstammen, wird in entsprechender Weise ein Nervennetz gebildet, welches letztere der Aussenfläche der genannten Schicht fast unmittelbar anliegt.

Solcherweise gehen die inneren Fortsätze einer jeden Zellenreihe der bipolaren Zellen des Gangl. retinae auf einem gewissen Niveau der inneren reticulären Schicht in ein dichtes Nervennetz über, und es entstehen so in der genannten Schicht mehrere Reihen über einander gelagerter Nervennetze. Wie in der Retina des Menschen, so verhält sich das soeben Dargelegte auch in der Retina der anderen Thierklassen, namentlich bei Vögeln, Reptilien, Amphibien und Knorpelfischen. Ob die beschriebenen Nervennetze unter einander zusammenhängen oder ob im Gegentheil ein jedes von ihnen, so zu sagen, unabhängig von den übrigen da steht, darauf lässt sich bis jetzt noch keine bestimmte Antwort geben. Indess sah ich mehrmals, wie von dem oder jenem, aus einem inneren Zellfortsatze entstandenen Fadenbüschel eines oder auch zwei kurze Fädchen, anstatt in das ihnen zugehörige, in das tiefer liegende, benachbarte Nervennetz sich einzusenken schienen.

Das Ganglion n. optici (Fig. 7). Als Bestandtheile des Gangl. n. optici treten in der Menschenretina 3 Arten von Nervenzellen auf. Sie unterscheiden sich von einander erstens durch die für einen jeden dieser Typen charakteristische Verästelungsweise ihrer protoplasmatischen Fortsätze, zweitens durch den grösseren oder geringeren Umkreis, in welchem sich sämmtliche protoplasmatische Fortsätze einer jeden Zelle des gegebenen Typus verbreiten und drittens endlich dadurch, dass die Endverästelungen der Protoplasmafortsätze eines jeden der drei Zelltypen in der inneren reticulären Schicht eine verschiedene

Lage einnehmen. Dies sind meines Erachtens die Hauptmerkmale, welche uns bei der Klassification der Zellen des Gangl. n. optici leiten müssen; abgesehen davon, unterscheiden sich letztere noch durch ihre Form, theilweise auch durch ihre Grösse und sogar durch die verschiedene Intensität ihrer Färbung durch Methylenblau.

Die Nervenzellen eines jeden dieser Typen entsenden mehrere protoplasmatische und einen Axencylinderfortsatz (nervöser Fortsatz).

1) Die Zellen des ersten Typus (Fig. 7a, 8 und 9) haben eine unregelmässige, stern- oder pyramidenförmige Gestalt, ähnlich den Zellen der Rindenschicht der Hemisphären. Die Grösse der Zellen schwankt zwischen 0,020—0,070 mm. Die Protoplasmafortsätze (Fig. 8 und 9a), in der Zahl von 3—12 und mehr, liegen in der Tiefe der inneren reticulären Schicht, d. h. in dem der Nervenfaserschicht zugewandten Theile derselben; hier verlaufen sie in horizontaler, d. h. der Netzhautoberfläche mehr weniger paralleler Richtung (Fig. 7a). Während seines Verlaufes in der reticulären Schicht theilt sich ein jeder der Protoplasmafortsätze allmählich in eine gewisse Zahl, unter scharfem Winkel abgehender feiner, varicöser Aestchen, welche letzteren eine beträchtliche Länge erreichen und ihrerseits in sehr lange, feine, varicöse Fäden zerfallen. Letztere vereinigen sich mit den gleichartigen Theilungsfäden der Protoplasmafortsätze anderer Zellen desselben Typus zu einem weitmaschigen Nervennetze (Fig. 9). Dank der beträchtlichen Länge der Protoplasmafortsätze der Zellen des ersten Typus ist der Verbreitungsbezirk sämmtlicher Fortsätze einer jeden dieser Nervenzellen sehr gross.

2) Die Zellen des zweiten Typus (Fig. 7b) stellen rundliche, ovale oder birnförmige Gebilde dar, welche den Purkinje'schen Zellen ähneln. Die Grösse dieser Zellen ist in der Nähe der ora serrata gewöhnlich etwas über 0,020—0,040 mm, während sie in den übrigen Theilen der Netzhaut eine etwas geringere Grösse aufweisen, indem ihr Durchmesser hier im Mittel 0,020—0,030 mm gleich ist. Der Abstand zwischen den einzelnen Zellen beträgt in dem Gebiete der Ora serrata im Mittel 0,207 mm, in den übrigen, mehr oder weniger von dem Randtheile entfernten Theilen der Retina liegen diese Zellen näher bei ein-

ander, in einem gegenseitigen Abstande von 0,107 mm. Die Protoplasmafortsätze (Fig. 10a), deren Zahl sich auf 1—3—4 und mehr beläuft, haben meist eine beträchtliche Dicke und dringen senkrecht oder schräg in die innere reticuläre Schicht ein; etwa an der Grenze des mittleren mit dem inneren Drittel dieser Schicht biegen sie um und schlagen eine, der Netzhautoberfläche parallele Richtung ein (Fig. 7b). Sämmtliche Protoplasmafortsätze zerfallen in dem angegebenen Niveau der inneren reticulären Schicht in eine Menge sehr feiner Aeste, welche sich ihrerseits wiederum in eine Unmasse feinster varicöser Fäden auflösen. Letztere verflechten sich mannigfach unter einander, sowie auch mit den gleichartigen Fäden benachbarter Zellen desselben Typus und verbinden sich mit diesen Fäden zu einem dichten engmaschigen Netze (Fig. 7 und 10). Gewöhnlich lässt sich an den mit Methylenblau gefärbten Flächenpräparaten der Retina leicht ersehen, dass eine jede der beschriebenen Zellen mit einer Gruppe benachbarter Zellen desselben Typus unmittelbar zusammenhängt, wobei eine derartige Gruppe von 4—5—7 Zellen gebildet wird (Fig. 10). Da die Protoplasmafortsätze der Zellen des zweiten Typus eine viel geringere Länge besitzen, als die des ersten, so ist auch die Region, auf welche sich die Fortsätze einer einzelnen Zelle des zweiten Typus erstrecken, eine relativ viel kleinere.

3) Die Zellen des dritten Typus (Fig. 7c u. 12) haben eine runde oder ovale Form, wobei an dem, der inneren reticulären Schicht zugewandten Zellpole gewöhnlich 1—2, viel seltener 3 Protoplasmafortsätze entspringen. Die Grösse der Zellen beträgt 0,0105—0,030 mm.

Die Protoplasmafortsätze (Fig. 7c u. 12a) durchsetzen in verticaler oder schräger Richtung fast die ganze Dicke der reticulären Schicht und zerfallen nahe an deren Aussenfläche in mehrere (3—4 und mehr) kurze Aestchen, die nach verschiedenen Seiten auseinander gehen und in horizontaler, der Netzhautoberfläche paralleler Richtung weiter ziehen. Doch bald zerfällt ein jedes dieser Aestchen in eine gewisse Zahl feiner Zweige, welche letzteren ihrerseits in eine Masse varicöser und nicht selten wiederum sich theilender Fäden aufgehen. Durch Vereinigung der Fäden benachbarter Zellen unter einander bildet sich schliesslich ein, den Elementen des dritten Typus entstammendes, engmaschiges Netz (Fig. 7 und 12). Der Bezirk, wel-

cher durch alle protoplasmatischen Fortsätze einer Zelle des beschriebenen Typus eingenommen wird, ist viel geringer als der betreffende Bezirk irgend einer Zelle des ersten oder des zweiten Typus.

Die Protoplasmafortsätze der Nervenzellen sämmtlicher oben aufgeführter drei Typen gehen völlig in die Bildung der Nervennetze auf und stehen zu den Blutgefässen der Retina in keiner näheren Beziehung.

Was den Axencylinderfortsatz (nervösen Fortsatz) (Fig. 8, 9, 10 und 12) anlangt, so entspringt er, gleichviel welchem der drei oben genannten Typen die gegebene Zelle des Gangl. n. optici angehören möge, entweder unmittelbar an dem Zellkörper selbst oder an der Basis eines der dicken Protoplasmafortsätze oder endlich — und zwar nicht selten, zumal in den Zellen dritten Typus, an einem secundären Theilungsaste des Protoplasmafortsatzes (Fig. 10, 12b; Fig. 11a und a′). In allen oben genannten Fällen tritt der Axencylinderfortsatz in die Nervenfaserschicht ein und wird zum Axencylinder einer Nervenfaser (Fig. 7). Manchmal entsendet der Axencylinderfortsatz unweit seiner Abgangsstelle von dem Zellkörper mehrere feine laterale Aestchen (Fig. 11a), welche ähnlich den Protoplasmafortsätzen, in der inneren reticulären Schicht in varicöse Fäden zerfallen. Diese letzteren senken sich in das Nervennetz ein, welches von den Protoplasmafortsätzen der Zellen desselben Typus gebildet wird (Fig. 11).

Mithin sehen wir, dass zahlreiche Ganglienzellen des Gangl. n. opt. keine Axencylinderfortsätze im gewöhnlichen Sinne, d. h. in Gestalt selbstständiger, von dem Zellkörper selbst abstammender Ausläufer besitzen, sondern dass dieser Fortsatz in vielen Fällen nur als eine der zahlreichen Verästelungen eines Protoplasmafortsatzes erscheint und von letzterem sich nur dadurch unterscheidet, dass er, ohne seine Individualität zu verlieren, in den Axencylinder einer Nervenfaser übergeht.

Da der Axencylinderfortsatz von einem der Protoplasmafortsätze entspringen kann oder vielfach auch selbst laterale Aestchen entsendet, so wird hierdurch ein directer Zusammenhang hergestellt zwischen dem genannten Fortsatze und dem Nervennetze, welches in besagter Weise von den Protoplasmafortsätzen der Zellen des G. n. optici gebildet wird. Mithin erscheint die

Ansicht von Golgi[1], Nansen[2] u. A. betreffs der scharfen Differenz zwischen dem Axencylinderfortsatze einerseits und den Protoplasmafortsätzen andererseits unbegründet; im Gegentheil, diese letzteren müssen, wie Kölliker[3]) mit Recht bemerkt, gleich dem Axencylinderfortsatze den nervösen Zellfortsätzen beigezählt werden.

Unter Einwirkung des Methylenblau's auf die Retina färben sich gewöhnlich die Nervenzellen des Gangl. n. opt. nicht alle gleich rasch: zuerst färben sich, soweit ich bemerken konnte, die Zellen des zweiten Typus, darauf folgen die Zellen dritten Typus und zuletzt die des ersten Typus.

Die Schicht der W. Müller'schen Spongioblasten (mittlere gangliöse Schicht von A. Dogiel (Fig. 13). Angesichts der von Tartuferi[4]), mir[5]), Ramón y Cajal[6]) und zum Theil der von Baquis[7]) angestellten Untersuchungen hat, wie mir scheint, die von W. Müller dieser Schicht gegebene Benennung ihre Bedeutung verloren, da ja die in den Bestand dieser Schicht tretenden Elemente unzweifelhaft nervöser Natur sind. Daher halte ich es für sachgemäss, diese Schicht die „mittlere gangliöse Schicht" zu nennen, weil sie ja in der That zwischen dem Gangl. n. optici einerseits und dem Gangl. retinae andererseits gelegen ist.

Obwohl Kuhnt[8]), auf Grund seiner an der Menschenretina, theils nach der Weigert'schen Methode, theils bei Behandlung mit Osmiumsäure angestellten Untersuchungen, bis zuletzt die Ansicht vertritt, dass die W. Müller'schen Spongioblasten nicht den Charakter von Nervenzellen tragen, so ergibt dennoch,

---

1) Ueber den feineren Bau des Rückenmarkes. Anatom. Anzeiger Nr. 13, 14 u. 15, 1890.

2) The structure and combination of the histological elements of the central nervous system. Bergen. John Grieg. 1887.

3) Handbuch der Gewebelehre. 6. Aufl. Bd. I, 1889.

4) l. c.

5) l. c.

6) l. c.

7) La Retina della Faina. Anatom. Anzeiger Nr. 13—14, 1890.

8) Histologische Studien an der menschlichen Netzhaut. Jenaische Zeitschrift Bd. XXIV, Heft 1, 1889.

wie bereits erwähnt, die Anwendung neuer und zum Studium des Nervensystems geeigneter Mittel und Methoden ganz entgegengesetzte Resultate.

Sämmtliche Zellen der mittleren gangliösen Schicht liegen in einer Reihe neben einander; sie können in 2 Untergruppen getheilt werden: 1) zur ersten Untergruppe gehören diejenigen Zellen dieser Schicht, welche derselben durchaus eigenthümlich und, so zu sagen, characteristisch sind, während 2) die zweite Untergruppe von solchen Elementen gebildet wird, die eigentlich als Zellen des Gangl. n. optici anzusprechen und nur weiter nach aussen vorgerückt sind, als alle anderen Zellen dieser letzteren Schicht, indem sie der Aussenfläche der inneren reticulären Schicht anliegen.

Im vorliegenden Falle lassen sich die Zellen der zweiten Untergruppe mit den oben beschriebenen subepithelialen Nervenzellen vergleichen, die ja gleichfalls als nach aussen vorgerückte Zellen des Gangl. retinae zu betrachten sind.

1) Zur ersten Untergruppe zähle ich zwei Arten von Nervenzellen, die sich von einander erstens durch ihre Grösse unterscheiden, wesshalb sie a) grosse und b) kleine Nervenzellen genannt werden können (Fig. 13a und b; Fig. 14, 15 und 16). Sowohl die ersteren als auch die letzteren dieser Zellen tragen nur protoplasmatische, ausschliesslich in der inneren reticulären Schicht sich verzweigende Fortsätze.

a) Die grossen Nervenzellen (nervöse Form der Spongioblastenzellen von Tartuferi) (Fig. 13a; Fig. 14 und 15) sind runde, ovale oder birnförmige Gebilde; nebst den kleinen Nervenzellen bilden sie die Hauptmasse der zelligen Elemente der mittleren gangliösen Schicht. Sie liegen gewöhnlich nahe bei einander, wobei der innere Theil des Zellkörpers die Aussenfläche der inneren reticulären Schicht berührt oder nicht selten sogar in diese Schicht hineinragt. Die Grösse dieser Zellen beträgt nahezu 0,010—0,0105 mm.

In dem Zellkörper einer jeden dieser Zellen liegt ein ziemlich grosser, runder oder ovaler Kern, der durch Methylenblau sich sehr intensiv tingirt, wogegen der Zellkörper selbst eine schwächere Färbung annimmt. Die Färbung der betrachteten Zellen tritt meinen Beobachtungen zufolge stets sehr rasch ein, d. h. gleich bei Beginn der Einwirkung des Methylenblau's und

fast zu gleicher Zeit mit der Tinction der Nervenzellen des zweiten Typus des Ganglion n. optici.

Von der, der inneren reticulären Schicht zugewandten Zellenoberfläche entspringen entweder ein einzelner oder aber mehrere (4—6 und mehr) Fortsätze, die senkrecht oder schräg in die genannte Schicht eindringen. Gewöhnlich sind die einen dieser Fortsätze von mehr weniger beträchtlicher Dicke, während die anderen in Gestalt feiner varicöser Fäden erscheinen. Nach seinem Eintritte in die innere reticuläre Schicht zerfällt ein jeder dieser Fortsätze allmählich in eine gewisse Zahl feiner varicöser Fäden: letztere dringen weiter nach innen vor, durchkreuzen und verflechten sich mit einander, sowie mit ähnlichen Fäden welche den Nachbarzellen entstammen und lösen sich schliesslich ihrerseits in eine Masse feinster varicöser Fibrillen auf. Diese, der Innenfläche der reticulären Schicht anliegenden Fibrillen verflechten sich in mannigfacher Weise und bilden schliesslich einen dichten nervösen Plexus (Fig. 14). Manchmal schien es mir, dass die aus der Theilung der Zellfortsätze hervorgehenden feinsten Fäden mit einander verschmelzen und, ähnlich den Verzweigungen der Zellen des G. n. optici, ein Netz bilden; aber bei sorgfältigerer Untersuchung erwies es sich stets, dass diese Fäden sich nur plexusartig verflechten.

Das soeben beschriebene Geflecht ist gewöhnlich so dicht, und die in beschriebener Weise den grossen Nervenzellen entstammenden feinen Fäden dieses Plexus so sehr mit einander verwickelt, dass es äusserst schwer fällt, sich in dem Gewirr dieser Fäden zurecht zu finden und den oder jenen Faden bis zu einer Zelle hin zu verfolgen.

Bei Untersuchung des dünneren peripherischen Theiles der Netzhaut konnte ich mich davon überzeugen, dass einige von den in die Nervenfaserschicht tretenden Axencylindern dem soeben beschriebenen Nervenplexus entstammen (Fig. 15 B). Grösstentheils treten mehrere feine varicöse Nervenfäden des Plexus zusammen, um einen Axencylinder zu bilden; letzterer erschien, nach meiner Beobachtung, constant als ein feiner varicöser Faden, der bei weitem schmächtiger war als die, direct aus dem Zellkörper der grossen sternförmigen Zellen oder aus den Zellen des G. n. opt. hervorgehenden Axencylinder.

b) Die kleinen Nervenzellen (Fig. 13b und Fig. 16).

sind zahlreich zwischen den grossen Nervenzellen zerstreut und ähneln ihrer Grösse nach mehr Kernen als Zellen. Die Mehrzahl dieser Zellen ist von sehr geringer Grösse, welch letztere zwischen 0,005—0,001 mm schwankt. Indessen trifft man darunter auch Zellen von 0,010 mm im Durchmesser. Diese Zellen erscheinen sämmtlich von runder oder ovaler Form, und der Zellkörper beherbergt einen relativ sehr grossen, gewöhnlich den grössten Theil der Zelle einnehmenden, runden Kern, der somit nur von einem schmalen Saume von Zellsubstanz umringt erscheint. Die Färbung der kleinen Zellen in Methylenblau tritt fast gleichzeitig mit der der grossen Nervenzellen ein, wobei ihre Kerne stets eine sehr intensive, tief-blaue Färbung annehmen. Der an die Oberfläche der inneren reticulären Schicht angrenzende Theil der Zelle trägt mehrere (2—4—5) fadenförmige Ausläufer, welche mehr weniger schräge in die reticuläre Schicht eindringen und, sich in dieselbe einsenkend, allmählich in eine Menge feinster variсöser Fibrillen zerfallen (Fig. 16). Diese letzteren lassen sich bis in die tiefen (inneren) Theile der inneren reticulären Schicht hin verfolgen, woselbst sie sich mit einander zu einem dichten Gewirr verbinden. Es gelang mir aber bis jetzt nicht ihr weiteres Schicksal festzustellen, so dass ich nicht anzugeben vermag, ob sie in der genannten Schicht ein Nervennetz oder einen Plexus bilden.

Die grossen und kleinen Nervenzellen der mittleren gangliösen Schicht trifft man sowohl in der Retina der Säuger als auch in der der Vögel, Reptilien und Amphibien. Die genannten Zellen treten an Methylenblaupräparaten gewöhnlich mit grosser Deutlichkeit hervor.

2) Anlangend die zweite Untergruppe der Nervenzellen der mittleren gangliösen Schicht (Fig. 13e, e′, e″), so lassen sich in dieser Untergruppe drei Typen von Zellenelementen unterscheiden, wie sie von mir bereits in dem G. n. optici beschrieben worden sind. Die erste und die zweite Gruppe der Spongioblasten von Tartuferi[1]) gehören namentlich in diese Zellenuntergruppe. Diese Zellen findet man zwischen den grossen und kleinen Zellen der mittleren gangliösen Schicht verstreut, und

---

1) l. c.

sind sie hier in viel spärlicherer Menge vertreten als in dem Gangl. n. optici.

Eine jede Zelle der betreffenden Untergruppe sendet, ähnlich den Zellen des G. n. optici, mehrere Protoplasmafortsätze und einen Axencylinderfortsatz, wobei die ersteren in einer den entsprechenden Zellfortsätzen des G. n. optici entgegengesetzten Richtung, d. h. von aussen nach innen verläuft.

Die Protoplasmafortsätze der Zellen des ersten Typus besitzen eine ausserordentliche Länge und durchsetzen in schräger Richtung fast die ganze Dicke der inneren reticulären Schicht, um schliesslich an der Bildung des Netzes theilzunehmen, welches von den Fortsätzen der Zellen des ersten Typus des G. n. optici gebildet wird. Aehnlich verhält es sich auch mit den Protoplasmafortsätzen der Zellen des zweiten Typus; diese Fortsätze betheiligen sich an der Bildung des Nervennetzes, welches den Fortsätzen der Zellen des zweiten Typus des G. n. optici angehört. Was endlich die Zellen des dritten Typus anlangt, so verlaufen ihre Protoplasmafortsätze, deren Zahl sich auf 3—4 beläuft, zuerst ganz an der Aussenfläche der inneren reticulären Schicht und lösen sich dann allmählich in ganz dünne Zweige und in varicöse Fäden auf; letztere verschmelzen mit den gleichartigen Fäden, welche den Protoplasmafortsätzen der Zellen des dritten Typus des G. n. optici entstammen und bilden in Gemeinschaft mit diesen Fäden das oben beschriebene Nervennetz (s. unter G. n. optici).

Das soeben erörterte Verhalten der Protoplasmafortsätze der Zellen der zweiten Untergruppe der mittleren gangliösen Schicht zu denen der entsprechenden Zellen des G. n. optici kehrt in der Retina fast aller Wirbelthiere wieder und ist besonders deutlich bei den Vögeln, Reptilien und Amphibien ausgesprochen.

Der Axencylinderfortsatz einer jeden Zelle der uns beschäftigenden Untergruppe entspringt ähnlich wie auch bei den Zellen des G. n. optici, von dem Zellkörper selbst oder aber von einem der Protoplasmafortsätze der Zelle, wendet sich darauf nach innen, durchsetzt die innere reticuläre Schicht und geht in die Nervenfaserschicht der Retina über.

Auf Grund alles Mitgetheilten glaube ich alle Nervenelemente der Netzhaut des Menschen in drei besondere gangliöse Schichten gruppiren zu können, nämlich in die äussere, mittlere und innere Schicht, wobei die erste wieder aus subepithelialen, sternförmigen und bipolaren Nervenzellen besteht. Somit können bei dem Durchmustern der Netzhautschnitte der Reihe nach folgende Schichten wahrgenommen werden:

	Schichten		
	Pigmentepithel (I).		
Membrana limitans externa →	Neuroepithelschicht (II).		
Aeussere reticuläre Schicht.	Subepitheliale Nervenzellen (a) Sternförmige Nervenzellen (b) Bipolare Nervenzellen (c)	A.	Aeussere gangliöse Schicht.
Innere reticuläre Schicht.	Mittlere gangliöse Schicht. —	B.	(Schicht d. Spongioblasten, W. Müller.)
	Innere gangliöse Schicht. —	C.	
	Nervenfaserschicht. — —	D.	
Membr. limitans interna →			

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XIX—XXII.

Die Abbildungen sind sämmtlich mit Hülfe der Camera lucida nach Präparaten der Retina gezeichnet, welche durch Methylenblau gefärbt und mit pikrinsaurem Ammoniak oder Ammonium-Pikrat-Osmiumsäure-Mischung fixirt worden waren.

Fig. 1. Querschnitt durch die Retina. 1) Neuroepithelschicht; 2) äussere reticuläre Schicht; 3) Körnerschicht; 4) innere reticuläre Schicht; a) Membr. lim. externa; b) Stäbchen; c) Zapfen; d) grosse sternförmige Zellen mit äusseren und inneren Fortsätzen; e) bipolare Zellen mit den äusseren (horizontalen), dem intraepithelialen (f) und dem inneren Fortsatze; letzterer zerfällt in der inneren reticulären Schicht in ein Fibrillenbüschel. Reichert, Obj, 8 a.

Fig. 2. Querschnitt der Retina in der Nähe der Ora serrata. 1) Neuroepithelschicht; 2) äussere reticuläre Schicht; 3) Körnerschicht; 4) innere reticuläre Schicht; a) Membr. lim. externa, b) Stäb-

chen, c) Zapfen, d) subepitheliale Nervenzellen mit den äusseren, dem intraepithelialen (e) und dem inneren Fortsatze, f) bipolare Zelle mit dem äusseren und dem inneren Fortsatze; die inneren Fortsätze bilden in der inneren reticulären Schicht zwei Nervennetze. In dem Neuroepithel sieht man einen intraepithelialen varicösen Faden, der wahrscheinlich einer der bipolaren Zellen angehört. Reichert, Obj. 8 a.

Fig. 3. Querschnitt der Retina nahe der Ora serrata. 1) Aeussere reticuläre Schicht; 2) Körnerschicht; 3) innere reticuläre Schicht; a) grosse sternförmige Zellen mit den äusseren (horizontalen) und inneren Fortsätzen; b) kleine sternförmige Zellen mit den äusseren (horizontalen) und inneren Fortsätzen; c) terminale Netze, in welche die äusseren Fortsätze der sternförmigen Zellen übergehen. Reichert, Obj. 8 a.

Fig. 4. Flächenpräparat der Retina, nahe der Ora serrata. Grosse sternförmige Zellen mit den äusseren (a), den inneren (b) und den Axencylinderfortsätzen (c); d) terminale Netze, gebildet von den Verzweigungen der äusseren Fortsätze. Reichert, Obj. 8 a.

Fig. 5. Grosse sternförmige Zelle mit einer Leiste (a). Reichert, Obj. 8 a. Tubus halb ausgezogen.

Fig. 6. Kleine sternförmige Zelle mit den in die Endnetze (b) übergehenden äusseren Fortsätzen (a); c) Axencylinderfortsatz. Flächenpräparat. Reichert, Obj. 8 a.

Fig. 7. Querschnitt der Retina. 1) Innere reticuläre Schicht; 2) Ganglion nervi optici; 3) Nervenfaserschicht; a) Nervenzellen des I. Typus; b) Nervenzellen des II. Typus; c) Nervenzellen des III. Typus. Protoplasmafortsätze, welche in der inneren reticulären Schicht Nervennetze bilden. Reichert, Obj. 6.

Fig. 8. Nervenzelle des ersten Typus aus dem Gangl. n. optici. a) Protoplasmafortsätze, b) Axencylinderfortsatz, der in die Nervenfaserschicht übergeht. Flächenpräparat aus der mittleren Region der Retina. Reichert, Obj. 6.

Fig. 9. Zwei Nervenzellen des ersten Typus aus dem Ganglion n. optici. a) Die Protoplasmafortsätze der Zelle bilden ein Netz; b) Axencylinderfortsatz. Flächenpräparat. Reichert, Obj. 6.

Fig. 10. Nervenzellen des zweiten Typus aus dem Gangl. n. opt. a) Protoplasmafortsätze, welche ein Netz bilden; b) Axencylinderfortsätze; c) Zelle des dritten Typus mit Axencylinderfortsatz. Mittlerer Theil der Retina. Flächenpräparat. Reichert, Obj. 6.

Fig. 11. Zwei Nervenzellen des zweiten Typus aus dem Gangl. n. optici. a) Axencylinderfortsatz mit lateralen Ausläufern, welche letzteren in ein Netzwerk übergehen; a') Axencylinder-

fortsatz, dessen Ursprung an einem der Protoplasmafortsätze ersichtlich ist; b) Protoplasmafortsätze. Flächenpräparat. Reichert, Obj. 6.

Fig. 12. Zwei Nervenzellen des dritten Typus aus dem G. n. optici. a) Protoplasmafortsätze; b) Axencylinderfortsätze; c) Nervenfasern. Mittlerer Theil der Retina. Flächenpräparat. Reichert, Obj. 6.

Fig. 13. Durchschnitt der Netzhaut: 1) Mittlere gangliöse Schicht (Schicht der W. Müller'schen Spongioblasten); 2) innere reticuläre Schicht; a) grosse Nervenzellen; b) kleine Nervenzellen; c, c', c'') Nervenzellen der II. Untergruppe: c) Zellen des I. Typus; c') Zelle des II. Typus; c'') Zellen des III. Typus. Reichert, Obj. 8a.

Fig. 14. Flächenpräparat: Nervenplexus, gebildet von den Fortsätzen der grossen Nervenzellen der mittleren gangliösen Schicht. Mittlerer Theil der Retina. Reichert, Obj. 6.

Fig. 15. A und B) Zwei grosse Nervenzellen aus der mittleren gangliösen Schicht; in B Nervenfäden, hervorgegangen aus der Theilung eines der Aestchen der Zelle und zu einem Axencylinder (a) sich vereinigend. Reichert, Obj. 8a. (Flächenpräparat.)

Fig. 16. Kleine Nervenzelle aus der mittleren gangliösen Schicht. Reichert, Obj. 8a. (Flächenpräparat.)

Untersuchungen über die Milz.

Von

Dr. Bannwarth,
I. Assistent der Anatomie Bern.

I.

Die Milz der Katze.

Hierzu Tafel XXIII—XXVI.

Von der Vermuthung ausgehend, dass die vielen sich widersprechenden Angaben über die Milz zum Theil aus dem Vorkommen verschiedener Verhältnisse bei verschiedenen Thieren sich erklären und herleiten lassen, habe ich vorerst nur bei einer Thierart Bau und Wachsthum der Milz genau untersucht.

Aus äusseren und inneren Gründen wählte ich dafür die Katzenmilz. Die folgenden Befunde beziehen sich, wo nichts besonderes gesagt ist, nur auf diese, und ich möchte gleich von vornherein ausdrücklich hervorheben, dass das, was für die Katze gefunden wurde, nicht ohne Weiteres auch für die Milz anderer Thiere als zu Recht bestehend angenommen werden darf.

Die vorliegende Arbeit wurde abgeschlossen, obwohl ich mir wohl bewusst bin, dass eine genaue und vollständige Untersuchung sich auch auf hier nicht behandelte Fragen hätte ausdehnen sollen, vor allem die der ersten Entwickelung, dann die der Circulationsverhältnisse bei anderen Thieren u. s. w. Ich hoffe in späteren Arbeiten diese und jene Lücke der vorliegenden Untersuchung ausbessern und ausfüllen zu können.

Technik.

Als Conservirungsmittel für diejenigen Milzen oder Milz-Stücke, welche zur Erkennung der Struktur des Organes dienen sollen, empfiehlt sich am meisten Kalibichromat in dünner, etwa 2 % Lösung. Beifügung von Glaubersalz lässt keinerlei Wirkungsunterschied erkennen.

Die Milzen wurden entweder mit der Chromkalilösung injicirt, oder, wo eine natürliche Füllung wünschenswerth war, in toto eingelegt, nach Unterbindung des ganzen Milzstiles. Die Milz der Katze ist selbst bei alten Thieren nicht dicker als ½ cm, also nicht zu gross für die Durchdringung mit Chromkali. Uebrigens habe ich die Milzen

nach einiger Zeit der Einwirkung auch noch in mehrere Stücke zerlegt. Die Stücke liess ich gerne längere Zeit, bis drei Wochen, in der Lösung. Dann wusch ich mit Brunnenwasser oder physiologischer Kochsalz- oder 5% Glaubersalzlösung aus, aber nicht lange (1—2 Stunden); darauf legte ich die Stücke in allmählich verstärkten Alkohol, mit 25%igem beginnend. Nach 6—12 Stunden kamen sie in 70%igen Alkohol, in welchem sie einige Tage blieben.

Chromsäurepräparate missrathen zu oft bei der Färbung, so dass ich dieses Conservirungsmittel seltener anwandte. Bei sorgfältiger Ueberwachung der Einwirkung der Reagentien erhält man gar keine schlechten Resultate durch die Behandlung mit Säuren, speciell Chrom-Osmium-Essigsäure während längerer Zeit, und hierauf folgender kurzer Behandlung mit Chromkali und Glaubersalz, nach Pfitzner's Vorschrift. Auf jeden Fall tingiren sich die so behandelten Präparate gut, scharf und gleichmässig, welch' letzteres für Chrom-Osmium-Essigsäurepräparate, die nicht in ganz dünnen Stücken der Einwirkung der Fixationsflüssigkeit ausgesetzt werden können, bekanntlich nicht der Fall ist. Quellungen kommen allerdings manchmal vor.

Alkohol empfiehlt sich im Allgemeinen weniger als Fixationsmittel für Milzgewebe. Wenn Milzstücke aber frisch in eine genügende Menge wirklich absoluten Alkohols kommen, erhält man sehr naturgetreue Bilder. Durch Fixirung in Alkohol von steigender Concentration (nach Arnold bei 25% beginnend) habe ich keine günstigen Resultate gewonnen.

Alkoholfixirung ist nicht zu umgehen, wenn man Milzen nicht ganz frisch erhält. Es ist dann immer besser, eine Milz in Alkohol etwas geschrumpft, als in Chromkali gefault zu erhalten. Der neueste Bearbeiter der Milz, Sokoloff, behauptet zwar, Alkohol dringe zu langsam ein, langsamer als Chromkali!

Es muss bei der Milz die äusserste Sorgfalt auf die Conservirung verwendet werden; denn wir erhalten sehr früh Fäulniss-Erscheinungen. Als die am frühesten auftretenden erwähne ich die Lösung der Intima in den Gefässen; auch Henle giebt eine Lockerung der zelligen Elemente an. Zu welchen Trugschlüssen dies führen kann, erhellt von selbst.

Fixirung durch Säuren oder Alkohol habe ich überall da vermieden, wo es sich um sorgfältige Erhaltung der Form und Farbe der rothen Blutkörperchen und deren Vorstufen handelte, welcher Anforderung das Chromkali bekannter Weise vollkommen entspricht.

Was die Färbung anbetrifft, so habe ich neben anderen Tinktionen vorwiegend neutrales Carmin und darauf Delafield'sches Hämatoxylin angewendet (Vorschrift der Färbung ist in Stöhr's Technik enthalten). — Eosin habe ich wegen der intensiven Tinktion der rothen Blutscheiben vermieden.

Auch Durchfärbungen nach dieser Methode gelingen leicht, wenn die Präparate vollkommen säure- und spiritusfrei in die Farben

kommen. Vor und nach der Hämatoxylinfärbung empfiehlt sich längeres Auswaschen in Alaunlösung.

Nun noch ein Wort die Einbettung betreffend. Ich habe als Hauptmittel Paraffin angewendet, selten Celloidin. Es kann hier nicht der Platz sein, die Vor- und Nachtheile jeder Methode anzuführen. Das Folgende diene nur als Antwort resp. Ergänzung zu Sokoloff's Ausführungen, die Celloidin allein nur gelten lassen wollen: Es soll natürlich nicht bestritten werden, dass man bei Celloidinschnitten volle Sicherheit dafür hat, dass eine Verschiebung von Zellelementen nicht stattfinden konnte. Man muss aber bei einer gründlichen Milzuntersuchung eine grosse Anzahl von Serienschnitten anfertigen. Es ist dies nun doch für Celloidintechnik eine bedeutend schwierigere und zeitraubendere Arbeit, als bei der Paraffintechnik. Werden nun an und für sich schon recht wenig Zellen aus dem Zusammenhang gelöst, wenn wir nicht mit Celloidin durchtränkte Schnitte in Farb- und anderen Lösungen frei flottiren lassen, so wird dieser Fehler gewiss auf ein Minimum reducirt, wenn wir die Schnitte aufkleben und eventuell auch noch mit Klebemasse oder mit Collodium überstreichen oder übergiessen. Eine Verschiebung könnte sich da nur noch durch die Schnittführung eingeschlichen haben, was bei der Anwendung scharfer Messer als unwahrscheinlich auszuschliessen ist. Im Uebrigen kann man sich ja durch ein Control-Celloidinpräparat von der Integrität des Gewebes überzeugen.

Die Paraffineinbettung nahm ich in folgender Weise vor: Entwässern in absolutem oder fast absolutem Alkohol, Einlegen in Bergamottöl für 1—2 Stunden, in Paraffin von 56^0 6—12 Stunden. War das Stück noch nicht gefärbt, so folgte Behandlung mit warmem Terpentin, Chloroform, starkem Alkohol (es genügt auch schon $70^0/_0$iger) und dann die Färbung. Celloidintechnik nach den bekannten Vorschriften.

Injektion.

Ausser der Injektion mit Argentum nitricum, die mir in der Pulpa stets unangenehme Niederschläge lieferte, kommen hier zweierlei Massen in Frage. Gelatine und die neuerdings von Hoyer empfohlene Oelmasse. Was den geeigneten Zeitpunkt für die Injektion betrifft, so ist darauf zu achten, dass dieselbe nicht lange nach dem Tode des Thieres vorgenommen werde. Nur dann können wir mit Sicherheit postmortale Erscheinungen ausschliessen, die hier thatsächlich sehr frühe auftreten und der Injektionsmasse durch Lockerung der Endothelien z. B. anormale Wege öffnen können. Andererseits finden wir noch nicht die ebenfalls frühe auftretenden Blutgerinnsel, welche der Injektionsmasse stellenweise den Weg verlegen. Ich habe aus diesen Gründen den in tiefer Chloroformnarkose liegenden Thieren noch ante mortem die Milzvene oder Pfortader eröffnet und in die Aorta descendens die Canüle eingebunden. Ich habe

fast stets mit der Spritze injicirt, natürlich mit möglichster Langsamkeit. Es kann hier die Spritze sehr gut angewendet resp. die Injektion mit constantem Druck umgangen werden, weil wir den Verlauf und die Folgen der Injektion sehr gut mit den Augen verfolgen können. Am zweckmässigsten erschien mir die Injection bis an die arteriellen Capillarenden resp. etwas weniges darüber hinaus. Dieser Grad der Füllung ist erreicht, sobald man kleine farbige Pünktchen der Injektionsmasse an der Oberfläche der Milz bemerkt, was überhaupt mit dem ersten Sichtbarwerden des Injektionserfolges zusammenfällt. Des weiteren hat man es natürlich in der Hand, die Injektion auf einen Theil der Pulpa, oder auf die ganze Pulpa und bis in die Venen auszudehnen. Als Injektionsmasse verwandte ich gewöhnlich Berlinerblau in Gelatinelösung. Das Genauere findet sich weiter unten angegeben.

Um die mit Leimlösungen stets verbundene Schrumpfung zu vermeiden, schlägt Hoyer Oelfarbenmasse vor. Die vom Autor angeführten Vorzüge sind bestechend. Es sind diejenigen einer Injektion mit einer kaltflüssigen Masse, mit dem Unterschiede, dass die Masse nicht flüssig bleibt und ausfliesst, sondern bei der geeigneten Behandlung dennoch erhalten bleibt.

Jedenfalls geben die so gewonnenen Präparate eine werthvolle Ergänzung für die mit Leim injicirten, weil die Farbmasse sich an der Wandung der Gefässe oder Hohlräume niederschlägt, während die Gelatine je nach dem Concentrationsgrad zu einem dünneren oder dickeren Faden geschrumpft in der Mitte des Gefässes oder Hohlraumes liegt. Man bekommt bei der Oelmassen-Injektion ein getreueres Bild von den Grenzflächen der Hohlräume als bei Leiminjektionen. Allerdings muss man sich, wie Hoyer selbst sagt, an die Injektionsbilder erst gewöhnt, d. h. gelernt haben, sich das ganze Gefäss aus der nur wandständigen, theilweisen Füllung zu reconstruiren. Die Bilder, die ich selbst nach dieser Methode erhielt, waren jedenfalls ein werthvolles Ergänzungsmaterial zu den übrigen Injektionsbildern. Selbständig konnte ich meine Bilder nicht verwenden, da ich leider, vermuthlich in Folge mangelhafter Technik, Zerreissungen in fast jedem Präparate erhielt. Es soll damit in keiner Weise diese Methode zurückgewiesen werden; es soll nur gesagt werden, dass, so einfach dieselbe gegenüber Leim-Injektionen zu sein scheint, sie dennoch sehr geübt sein will. Auf jeden Fall werde ich weitere Versuche anstellen. Hoyer's Vorschrift lautet: 5,0 käuflicher Oelfarbe (Berlinerblau) werden mit 5,0 altem eingedicktem Leinöl gut verrieben, dann wird allmählich 30,0 eines ätherischen Oeles zugesetzt. Während 24 Stunden lässt man die Masse sich abklären, dann werden die flüssigen Theile vom Bodensatz abgegossen. Bei der Injektion hat man sich davor zu hüten, den sich immer wieder bildenden Bodensatz in die Spritze einzuschlürfen.

Mit der ebenfalls empfohlenen Injektion von Meta-Gelatine er-

hielt ich recht schöne Resultate, habe dieselbe aber selten angewendet.

Was nun den Werth der Injektion betrifft, so wurde derselbe neuerdings ganz in Frage gestellt. Den Standpunkt, den ich einnehme, kann ich kurz dahin präcisiren: Die künstlichen Füllungen der Milz, auf das ganze Organ oder einen Theil sich erstreckend, sind unerlässlich als Wegweiser für das Studium der natürlichen Füllung.

Auf die Verhältnisse der letzteren gehe ich weiter unten ein. Eines muss hervorgehoben werden, dass wir nämlich durch Unterbindung des Milzstiles stets nur einen den vitalen Verhältnissen sich nähernden, keinen diesen vollständig entsprechenden Befund haben; vorwiegend deshalb, weil sich das Organ in Folge der ganzen Procedur (Blosslegung, Unterbindung u. s. w.) contrahirt, dann aber auch, weil wir bei der Injektion von der Arterie her die natürlichen Druckverhältnisse im Innern des Organes nicht genau so wie im Leben herstellen können.

Grobes Gerüstwerk der Milz.

Das gröbere Gerüstwerk der Milz setzt sich zusammen aus Kapsel, Balken und Gefässscheiden. Diese sind im erwachsenen Thiere von wesentlich gleichem Bau. Das Gerüst bei jungen Thieren ist viel spärlicher entwickelt, besonders sind die Balken seltener. Ich komme weiter unten speciell hierauf zu sprechen. W. Müller's Angabe, dass bei der Katze in den tieferen Schichten der Kapsel die Muskulatur vorwiegt, in den äussern mehr das Bindegewebe, kann im Allgemeinen als richtig gelten. Das Bindegewebe der Kapsel, Balken und Scheiden zeigt einen sehr straffen Bau und ist manchmal wie die Muskeln in parallelen Längszügen angeordnet. Elastische Fasern finden sich reichlich, vorwiegend in den Bindegewebslagen. In den Balken und Gefässscheiden sehe ich die glatten Muskelfasern vorwiegend durch Bindegewebe zusammengehalten, wenn ich auch dann und wann eine zwischengelagerte elastische Lamelle finde. Ausserdem kommen, wie Müller angibt, kleine feinere, rein muskulöse Bälkchen vor.

Ein allmählicher Uebergang des im Vorigen beschriebenen, groben Gerüstwerkes in das feinere reticuläre, wie es sich öfter beschrieben findet, kommt bei der Katze nicht zur Beobachtung. Ueberall ist eine Unterscheidung und Abgrenzung beider Gewebe leicht möglich.

In der Kapsel finden sich Gefässe. Sie liegen vorwiegend

näher der Serosa als der Pulpa. Es handelt sich hauptsächlich um Capillaren, während die vorkommenden grösseren Venen mehr in den tieferen Schichten liegen und funktionell zur Pulpa zu rechnen sind. Oberflächliche, hart unter der Serosa liegende Lymphgefässe glaube ich ebenfalls gesehen zu haben. Eine Injektion derselben gelang nicht. Lymphgefässe der Balken kamen mir bei der Katze nicht zur Beobachtung.

Während in Betreff der Kapsel und Balken alle Bearbeiter einig sind, so dass es hier kaum einer genaueren Beschreibung bedarf, habe ich über die Gefässscheiden einiges hinzuzufügen. Am Hilus der Milz erhalten die Gefässe einen Ueberzug von der Kapsel. Die Venenwand verbindet sich nun direkt mit diesem straffen, muskulösen Gewebe, die Arterie aber behält eine grössere Selbständigkeit bei, da eine starke Adventitia sie von der Scheide trennt. Während so die Vene sich gegenüber der Scheide und dem ganzen, sich contrahirenden Organ nicht verschieben kann, ganz abhängig geworden ist von den Muskeln des Organes, ist die Arterie frei verschieblich geblieben. Ihre Wandung kann sich also selbständig zusammen ziehen und ausdehnen und es kann ferner die Milz sich über den Arterien etwas zurückziehen.

Wir haben hier also, namentlich im Hinblick auf die Muskulatur, einen besonderen der Milz der Katze und einiger anderer Thiere eigenthümlichen Apparat. Dass die Arterie locker, die Vene fest liegt, ist eine weit verbreitete Erscheinung. Merkel hat in seiner topogr. Anatomie ganz besonders auf diese Verhältnisse hingewiesen. Besonders deutlich ist übrigens dies an der Milz menschlicher Embryonen zu sehen. Es hebt sich, besonders bei Grundirung von Hämatoxylinpräparaten mit neutralem Carmin, das tiefer tingirte, lockere, kernärmere, gewellte Bindegewebe der Adventitia von dem weniger tingirten, gestreckt verlaufenden, straffen Gewebe der eigentlichen, hier aus Bindegewebe zusammengesetzen Scheide ab.

Diese Adventitia ist stärker entwickelt an grösseren Arterien, bedeutend schwächer an kleineren.

In verschiedenen histologischen Lehrbüchern findet sich die Angabe, dass die Venen nicht in Balken liegen, das begleitende feste Gewebe sei nur als Gefässscheide aufzufassen und stelle eine dem Balkensystem fremde Bildung dar. Dem gegenüber

ist an Müller's Angabe festzuhalten, dass beide Gewebe, dasjenige der Balken und das der Scheide vollkommen gleichgeartet sind und mit einander in Zusammenhang stehen. Man kann in der That ein Eintreten der Venen in Balken direkt beobachten. Nachdem z. B. eine Vene zunächst eine Strecke weit einseitig einem Gerüstzug anliegt, sehen wir sie weiter stromab ganz von dem gleichen Gewebe eingehüllt. Ueber die Muskelanordnung und Wirkung habe ich mir wohl Rechenschaft zu geben versucht, ich möchte mich aber über diesen Gegenstand erst äussern, wenn ich von der Arbeit Funke's: Muskelmechanismus der Milz, werde Einsicht genommen haben. Nur dies soll hier schon erwähnt werden. Die Muskelzüge der Kapsel durch- oder überkreuzen sich. Diejenigen der Gefässscheiden liegen vorwiegend in der Längsrichtung dieser Gefässe, welche nach dem Hilus zu gerichtet sind, diejenigen der Balken sind derartig angeordnet, dass durch eine Contraktion aller dieser Elemente das Blut des Organes in die Venen getrieben wird, ein Experiment, das beim Einlegen jeder frischen, muskelhaltigen Milz in die Conservirungsflüssigkeit sich vollzieht; wir beobachten nämlich dabei eine Contraktion des ganzen Organes und ein Ausfliessen von Blut aus der Vene, und zwar einer viel grösseren Menge, als in den Venen enthalten sein konnte.

Beim Eintritt in den Hilus und noch eine Strecke weiter in das Innere liegen Arterie und Vene beisammen, d. h. in einer „gemeinsamen Scheide“ (Müller), zugleich mit den stets vorhandenen Nerven. Ich habe ein Bild beigegeben, um das verschiedene Verhalten der Arterie und Vene zu dieser Scheide klarzulegen. (Taf. XXIII, Fig. 1.) Wir haben hier bei der Katzenmilz etwas Aehnliches, wie bei der Milz des Ochsen nach Assolant, wo die Arterie mit den beiden Nerven von einer scheidenförmigen Hülle umgeben und an die Vene befestigt wird. Innerhalb dieser Hülle ist die Arterie etwas verschieblich. Von der gemeinsamen Scheide aus erstrecken sich Ausläufer zu den Balken der Pulpa. Die Vene ist stets viel weiter als die ihr angeheftete Arterie. Sie erreicht oft den 5—6 fachen Durchmesser der letzteren. Bis zu einem Durchmesser des Lumens von 96 μ finden wir die Arterie durchweg noch mit der Vene vereinigt. Dann trennen sich die Gefässe, um sich gesondert baumförmig zu verzweigen. Bei einem Durchmesser von 52 μ ist die Arterie

in der Regel von der Vene getrennt, zunächst aber sind beide Gefässe von einer Fortsetzung der festen Scheide begleitet. Während nun die Venenscheide ihre Dicke beibehält, oder nur langsam durch Abgabe von Seitenzweigen sich verdünnt, wird diejenige der Arterie merklich schwächer, ebenso wie ihre Adventitia.

Feines Gerüstwerk und seine Beziehung zur Blutbahn.

Zum Begriff Pulpa wird gewöhnlich die ganze Masse der Milz gerechnet mit Ausnahme der Keimlager[1]) und der Trabekel. Unter „Pulpa im engeren Sinne" werde ich im Folgenden nur das eigentliche lymphadenoide Gewebe ohne Keimlager und ohne die Gefässe verstehen. Man findet, darin sind alle Untersucher einig, zwischen den Keimlagern und den Trabekeln, ausserhalb der Arterien, arteriellen Endbäumchen und Venen mit deren Anfängen, ein Netzwerk feiner, ungleich dicker Fäden, in dessen Spalten lymphoide Elemente, unter Umständen auch rothe Blutkörperchen gelagert sind. Die Meisten geben kernhaltige Knotenpunkte an diesem Netzwerk an. Eine vollständige Einigung hinsichlich der Zusammensetzung dieses Gewebes wurde jedoch nicht erzielt. Während die einen ein feines, fibrilläres Stützgerüst annehmen, dem die an den Knotenpunkten sichtbaren Zellleiber mit ihren Kernen als epithelialer Belag angeheftet sind, nehmen die anderen nur **eine** Art Gewebe an: sternförmige Zellen, die durch ihre Ausläufer zusammenhängen. Die zweite Frage ist bekanntlich, ob diese Lücken alle oder zum Theil Blut enthalten, eine dritte, ob das Blut aus den Arterien allenfalls in sämmtliche Lücken, und durch dieselben in die Venen gelangen kann. Eine derartige Blutbahn könnte ihrer Besonderheit wegen als eine „intermediäre" bezeichnet werden. Ob sie eine offene oder geschlossene genannt werden kann, hängt nach der Meinung der meisten Forscher davon ab, ob sie von Endothel eingefasst ist oder nicht. Lässt sich ein solches nachweisen, so würde die Bluteirculation der Milz nach der Meinung eben dieser nicht gar so eigenthümlich darstehen. Wir hätten gleichsam ein Capillarnetz mit grösster Ausweitung der Capillaren

1) Keimlager = Malpighi'sches Körperchen.

und denkbar geringster Entwickelung des trennenden Gewebes, ein Capillarnetz, welches das Lückensystem zwischen den schlanken einzelnen Balken und Knotenpunkten eines bindegewebigen Reticulums ausfüllt. Man hätte dann auch hier gleichsam eine geschlossene Blutbahn. Ich glaube nun, es würde viel zur Klärung der Begriffe beitragen, wenn man unter geschlossener Blutbahn nur eine von den Lymphlücken gesonderte Bahn verstehen wollte, die wirklich in ihrer Entwickelung einem, wenn auch stark erweiterten, von lymphdurchströmtem Gewebe umgebenen Capillarnetz entspricht. Die Vermuthung liegt nahe, dass bei blosser Ausweitung eines von Anfang an geschlossen angelegten Capillarnetzes nicht an allen Stellen, ja nirgends, das intervasculäre Gewebe so stark zurücktritt, dass es nur je aus einem einfachen bindegewebigen Balken besteht, dass vielmehr stellenweise, ja überall, zusammengesetzte Gewebspartien zwischen den Capillaren bleiben. Es würden diese, in sich selbst wieder locker gebaut, sich als ein Bindegewebsgerüst mit Lücken und freien lymphoiden Zellen darstellen. Solche Bezirke müssten dann durch eine besondere Wand gegenüber der Blutbahn abgegrenzt sein. Ich meine also, dass man nur dann von einem erweiterten oder nicht erweiterten Capillarnetz und einer geschlossenen Blutbahn sprechen sollte, wenn das intervasculäre Gewebe saftdurchströmte, lückenhafte, abgegrenzte Bezirke darstellt, so dass eine Trennung von Lymph- und Blutwegen vorhanden ist.

Ist aber die Blutbahn bloss von einfachen bindegewebigen Balken umgrenzt und durchsetzt, ist Lymphweg und Blutweg gemeinsam, dann kann meiner Meinung nach von einem erweiterten Capillarsystem nicht gesprochen werden und ebensowenig von einer geschlossenen, d. h. gegenüber den Lymphwegen abgeschlossenen Blutbahn. Für diesen und nur für diesen Fall soll, wie mir scheint, von einer offenen oder lacunären Blutbahn die Rede sein. Ob der einzelne Balken dabei von einem besonderen Epithelbelag bekleidet ist oder nicht, scheint mir von nebensächlicher Bedeutung.

Meiner Meinung nach kann man nun jeden einzelnen Balken und Knotenpunkt des Pulpareticulums bei der Katze und auch beim Menschen unter normalen Verhältnissen von Blut umspült finden.

Ob wir nun rings von Blut umspülte einzelne Balken und Knotenpunkte eines Gerüstes vor uns haben, die nicht von besonderem Endothelbelag bekleidet sind, oder ob ein solcher da ist, in beiden Fällen ist die Bezeichnung des zwischenliegenden Lückensystems als erweitertes Capillarnetz doch nicht wohl aufrecht zu erhalten, weil, wie ersichtlich, eine Trennung zwischen Gefässwand und lymphdurchströmtem intervasculären Gewebe nicht vorhanden ist. Wir werden also bei der Katzenmilz die Blutbahn als eine wandungslose, d. h. besonderer Wandung entbehrende, oder als eine offene Blutbahn bezeichnen dürfen. Das Blut fliesst in Gewebslücken, die wir den Lymphspalten und Saftlücken oder den Lymphsinus gleichstellen.

Was den Endothelbelag des Reticulums anbetrifft, so habe ich bis jetzt im Pulpagewebe keine einfachen, ringsherum von Endothel umscheideten, Balken nachweisen können, noch ist es mir gelungen, durch Schütteln oder Pinseln ein intaktes kernloses, oder doch auffallend kernärmeres Gerüstwerk als an Schnittbildern ohne Pinselung darzustellen. Einer Verdauung allein (E. Hoyer) ohne andere Beweismittel glaube ich nicht genügend Beweiskraft zutrauen zu dürfen. Diese Verdauungsversuche wurden übrigens von dem Genannten nur auf Lymphdrüsen angewandt, und es ist nicht einmal gesagt, dass ein Verhältniss, das beim Gerüst der Lymphdrüsen sicher constatirt ist, nun ohne Weiteres auch für die Milzpulpa Geltung hat. Im Gegentheil erschien mir das Gewebe der Milz auch ohne Pinselung deutlich zarter als dasjenige der Lymphdrüsen.

Was nun die Frage betrifft, ob man aus theoretischen Gründen an einem vom natürlichen Blutstrom durchflossenen Gewebslückensystem einen Epithelbelag der Balken wohl erwarten darf oder nicht, so erscheint eine Erörterung derselben vielleicht als eine müssige, doch erlaube ich mir folgende Bemerkung.

Wir stellen uns vor (ich vertrete im Folgenden wesentlich den Ideengang des Herrn Prof. Strasser), dass ein Endothelbelag auch eine bestimmte Funktion vertritt, an den Gefässen z. B. Beeinflussung des Stoffaustausches der Unterlage mit der Gefässfüllung, Bildung einer continuirlichen, sich selbst trotz der Abnützung immer wieder vervollständigenden Tapete, welche der mechanischen Inanspruchnahme durch den wechselnden Blutdruck und Strömungsanprall Stand hält, dabei das Gewebe

schützt, den Strom eindämmt und ihm eine glatte Gleitfläche liefert. Eine Rückbildung erfolgt, sobald die Funktionsgelegenheit verloren geht.

Bei den Lymphwegen haben wir die beiden ersten Arten der Begrenzung mit oder ohne besonderen Endothelbelag der Wand. Stellenweise kommt es zur Bildung besonderer Belagzellen, an anderen Stellen finden wir nur nackte Gewebslücken. Dass letzteres jedenfalls häufiger in der Lymph- als in der Blutbahn vorkommt, ist ganz selbstverständlich, da die Blutbahn eben die Bahn einer stärkeren Strömung, des grösseren und stärker wechselnden (Blut-)Druckes ist, während an den Lymphwegen diese mechanischen Verhältnisse nicht überall gegeben sind.

In der Milz aber, wo die Bindegewebsbalken und Lamellen sehr dünn, fast isolirt und rings von Blut und Lymphe umspült sind, ist die mechaniche Inanspruchnahme eine andere als sonst bei den Blutwegen, an den bloss einseitig vom Blut getroffenen Membranen und auch eine andere als bei den feinen, an benachbarten Theilen gleitenden Balken des Omentums. Reibung und Strömungsanprall sind gering; auch zur Unterhaltung des Stoffaustausches zwischen den einzelnen dünnen Balken des Reticulums und dem umspülenden Blut oder der Lymphe ist ein besonderer Zellbelag kaum nothwendig. Ein Endothelbelag erscheint also wenigstens hier weniger nothwendig als anderswo. Andererseits wird man zur Vorsicht gemahnt, da auch noch sehr dünne Balken des Omentum und der Arachnoidea gesonderten Endothelbelag oder doch wenigstens Kittlinien zeigen können. Soviel aber darf man wohl sagen: es erscheint nicht von vornherein undenkbar, dass ein derartiges, wie ein Schwamm durchströmtes Gerüst von Anfang an nackt ist und nackt bleibt.

Ein gerüstartiges Gewebe mit mehr oder weniger weiten Lücken besteht also. Bei der Katze und anderen Thieren finden wir rothe Blutkörperchen in diesen Lücken und es sind umgekehrt bei der Katze (so auch beim Menschen) die rothen Blutkörperchen der Milzpulpa nur durch einfache Elemente eines Bindegewebsgerüstes (mit oder ohne Epithel) von einander getrennt. Wir haben eine „lacunäre Blutbahn“. Es ist nun durchaus nicht a priori gesagt, dass der Blutstrom nachträglich erst unter Sprengung der ursprünglich umscheidenden Röhren in die Lacunen des Gewebes eingebrochen ist. Es kann sehr wohl das

Blut durch natürliche Wege, welche eine continuirliche Fortsetzung der geschlossenen Arterienbahn darstellen, hineingelangen, während zugleich durch die Seitenwandungen aller benachbarten, noch geschlossenen arteriellen Endbahnen Lymphe (an bestimmten Stellen vielleicht besonders reichlich) hineinsickern kann. Man wird sich erinnern, dass die Gefässröhren bei ihrer ersten Bildung intercelluläre Bildungen sind. Während sich die begrenzenden Zellen in der Regel zu geschlossenen Röhren zusammenfügen, und gegenüber dem weiter abliegenden Gewebe sondern, könnten sie sich wohl in einzelnen Fällen von Anfang an bloss zu einem einfachen Gerüst zusammenfügen, resp. zu einem Gerüst zugleich zusammen und auseinander geschoben werden.

Bevor hierauf näher eingetreten werden kann, erhebt sich nun aber doch vor Allem die Frage, ob dieses bluthaltig gefundene Lückensystem auch unter natürlichen Verhältnissen wirklich Blutbahn ist und in der Richtung nach den Venen hin von Blut durchströmt wird, oder ob der Befund von Blutkörperchen in demselben auf andere Weise zu erklären ist. Im letzteren Falle hätte das Lückensystem die Bedeutung von Lymphlücken allein.

Dass die Lymphe hier hineingelangt, erscheint mir unzweifelhaft.

Bei der reichlichen Zellenentwickelung in den Keimlagern und dem continuirlichen Uebergang der letzteren in das Gewebe der Pulpa s. s., muss eine Durchströmung von den Keimlagern her angenommen werden. Anders ist die Sache bei der Spitzmaus, wo besondere Lymphgefässe den Arterien entlang zurücklaufen (siehe weiter unten). Da genügt dies vielleicht. In allen anderen Fällen aber müssen die in den Centren gebildeten Zellen peripher in die Pulpa gespült werden oder hineinwandern. Aus der Pulpa muss der Lymphstrom unter Fortschiebung der lymphoiden Zellen weiter gehen.

Die einzigen hier zur Verfügung stehenden Ableitungswege sind die Venen. Also auch, wenn die engere Pulpa bloss von Lymphe durchsickert wird, muss eine Ausmündung der Pulpalücken in das Venensystem als sehr wahrscheinlich angenommen werden. Während sonst der Lymphstrom erst nahe dem Herzen wieder mit dem Blutstrom sich vereint, ginge hier in der Milz dies viel früher vor sich, sofort nach Durchströmung der Pulpa. Eine solche offene Communication der Pulparäume

mit den Venen lässt sich direkt beobachten. Für den Mechanismus des Wegspülens in die Venen kann man nur den natürlichen Flüssigkeitsstrom verantwortlich machen. Zwei Hypothesen über die anderen Wege, auf denen die Leukocyten in die Venen gelangen könnten, ergeben sich als wenig plausibel. Eine amoeboide Einwanderung kann nicht angenommen werden, da mir wenigstens einmal bei solch' reichlicher Durchwanderung das Bild einer solchen hätte vorkommen müssen, nämlich in Präparaten, deren Venen mit Fixationsmitteln injicirt waren. Die Vermuthung aber, dass durch die Contraktionen der Milz ein plötzliches und rasches Einpressen von Elementen in die geschlossene Venenbahn zu Stande komme, ist hinfällig, weil die Milzen sehr vieler Arten muskelarm oder sogar muskellos sind.

Aber auch wenn die Pulparäume nach den Venen hin im Sinne von Abzugskanälen (für die durchsickernde Lymphe und Zellen) mit den Blutgefässen communiciren, so könnten sie doch allein als Lymphlücken entstanden sein und funktioniren und nur nach den Venen hin offen mit dem Blutgefässsystem communiciren, und es könnten andererseits doch unter ungewöhnlichen Umständen rothe Blutkörperchen hineingelangen, entweder durch Diapedese oder durch Rückstauung. Das erstere ist als etwas Normales und regelmässig Vorkommendes ohne besondere Permeabilität der geschlossenen Gefässwand resp. ohne nachträgliche Ausbildung von Communicationen zwischen geschlossenen Gefässen und Gewebslücken nicht wohl anzunehmen. Dass aber Blutkörperchen wirklich von den Arterien oder arteriellen Capillaren aus in die Maschenräume hineingelangen, unter natürlichen Verhältnissen und nicht bloss durch Rückstauung von den Venen her, dafür wird im Folgenden der Beweis erbracht werden.

Die Gründe für diese Annahme sind folgende:

1) Das reticuläre Gewebe der Pulpa ist in jedem natürlichen Injektionspräparat dicht gefüllt mit Blutscheiben. Dagegen ist dasselbe ganz oder fast ganz leer von Blutscheiben, sobald man die Milz ausbluten lässt.

2) Es sind mit Sicherheit arterielle, in die Pulpa sich öffnende Endigungen zu sehen

3) Gesonderte Injektionen der arteriellen Bahnen ergeben (schon bei schwachem Druck) Austritt von Injektionsmasse in die Pulpa.

4) Silber-Injektionen ergaben mir nirgends einen mit Endothel versehenen von der übrigen Pulpa gesonderten Verbindungsweg zwischen arterieller und venöser Strombahn.

5) Durch Ausspülen einer Milz von den Arterien her mit physiologischer Kochsalzlösung, unter geringem, constantem Druck werden die Leukocyten aus dem Gewebe geschwemmt. Auf diese Weise behandelte Präparate ergeben gleiche Bilder wie ausgepinselte oder ausgeschüttelte Schnitte.

Wenn nun das Blut unter natürlichen Verhältnissen von den arteriellen Endigungen her in die Gewebslücken des Pulpagerüstes und von da in die Venen gelangt, dann verdient dieses Lückensystem mit Recht den Namen einer intermediären, lacunären Blutbahn.

Ich halte also aus obigen Gründen die offene, intermediäre Blutbahn in der Milz der Katze für erwiesen, aber durchaus nicht damit auch für andere Thiere.

Wie aus dem Vorhergehenden ersichtlich, sind also streng auseinander zu halten die Communication der arteriellen Endigungen mit den Pulpalacunen und die Communication der letzteren mit den Venen: offene Abflusswege aus der Pulpa in die Venen sind sicher so gut wie bei der Katze auch bei vielen anderen Thieren und beim Menschen nachweisbar. Sie allein geben aber der engeren Pulpa noch nicht den Charakter einer intermediären Blutbahn. Es darf diese erst angenommen werden, wenn eine wirkliche Durchspülung des nackten Pulpagerüstes mit Blut, wenn also neben Abzugswegen nach den Venen auch Einmündung der arteriellen Endigungen in das Pulpalückenwerk sich nachweisen lässt. Es ist gut möglich, dass diese nicht immer vorhanden ist, oder dass zugleich intermediäre Bahn und geschlossene Uebergänge sich finden.

Fernere Unterschiede könnten dann wieder in den Fällen, wo intermediäre offene Blutbahn vorkommt, darauf beruhen, ob die mit besonderen Wänden versehenen arteriellen und venösen Endigungen weit in die Pulpa hinein und zu einander heran reichen oder nicht. Nur ein kleiner Theil der Pulpamaschen ist im ersten Fall dann zugleich Blutbahn. Sind aber Arterien und Venen in der Pulpa relativ kürzer, ihre Enden also weiter von einander entfernt, dann ist ein grösserer Theil oder fast die ganze

Pulpa von Blut durchströmt. Das letztere ist bei der Katze der Fall.

Aber auch hier werden wir im einzelnen Fall Schwankungen zu verzeichnen haben hinsichtlich der Ausdehnung des von dem Blut thatsächlich durchströmten Bezirkes der Pulpa, je nach dem Blutdruck, dem Contraktionszustand der Septen u. s. w.

Nachdem hierdurch eine Uebersicht über die Art der Fragestellung und ihre Beantwortung gegeben ist, muss nachträglich auf die einzelnen Punkte näher eingegangen werden. Zunächst folgt eine

Historische Uebersicht der Litteratur über die Blutbahn.

Versuchen wir auch die Litteraturangaben nach dem obigen Schema zu gliedern, so ergeben sich, wenn ich die ältesten Angaben von Malpighi, Ruysch, Delasone, Joh. Müller bei Seite lasse, drei Gruppen.

I. Welche Autoren nehmen neben einer besonderen, geschlossenen Blutbahn eine Einmündung der Pulpalymphwege in die Venen an?

II. Welche anerkennen die „intermediäre, lacunäre Blutbahn" in unserem Sinne, so dass also Blut und Lymphe durch dieselben Gewebslacunen in die Venen fliessen?

III. Welche Autoren endlich treten für, auch im venösen Gebiet, vollständig geschlossene Blutbahn ein, also für eine Sonderung der Lymphräume von der Blutbahn?

I. Gruppe. Die genau präcisirte Angabe, dass die Intercellularräume des Milzparenchyms mit den Venen in Verbindung stehen, tritt zum ersten Male bei Tigri auf. Er schreibt: „Die rothe Pulpa bildet an einigen abweichenden Stellen die Venenwand ganz oder theilweise und ist von dem Lumen nur durch eine sehr zarte und durchsichtige mit spindelförmigen Epithelien bekleidete Schichte getrennt, welche durchbrochen ist und durch welche das Venenblut in die Maschen des mikroskopischen Netzes übertritt." Gray, welcher der gleichen Meinung ist, sagt: „Die Venen beginnen in dreierlei Weise: 1) als Fortsetzung der arteriellen Capillaren, 2) durch Intercellularräume, 3) durch besondere blindsackförmige Ausstülpungen. Billroth, der zuerst für die intermediäre Blutbahn eintrat, entschied sich später für geschlossene Bahn, glaubte aber, dass „unter hohem Druck in den Venen möglicherweise die Blutkörperchen durch feine Oeffnungen in der Venenwand durchpassiren können". Einen ähnlichen Standpunkt für die Venen nimmt Frey ein. Er nennt die Epithelzellen der Venen „unverwachsen" und glaubt, dass sie bei einer stärkeren Ausdehnung des venösen Ganges auseinander rücken können. Rindfleisch will in einer krankhaft vergrösserten Milz wirklich Zwischenräume ge-

sehen haben. Sokoloff endlich versucht zu diesen Angaben die experimentelle Grundlage zu schaffen. Ich gehe weiter unten speciell darauf ein.

Zu der zweiten Gruppe der Autoren, welche für eine allseitig offene intermediäre, lacunäre Blutbahn eintreten, gehören Stieda, W. Müller, Peremeschko, M. Schultze, Schenk, Henle, Klein, Frey und seine Schülerinnen Olga Stoff und Sophie Hasse, Hoyer. (Frey mit der oben erwähnten Ansicht über die Venenwand.) Henle stimmt W. Müller bei, wenn er neben dieser intermediären Bahn noch einzelne direkte Uebergänge für die Säugethiermilz als möglich dahinstellt; für die Vogelmilz sind nach W. Müller solche direkte Uebergänge sicher nachzuweisen.

Auf die Angaben W. Müller's, der die gründlichste Milzarbeit geliefert, und auf die Hoyer's gehe ich weiter unten speciell ein.

Zur dritten Gruppe endlich gehören: Axel Key, Schweigger-Seidel, Basler, Tomsa, Kölliker, Toldt, Kyler, Wedl. Sie alle erklären sich für durchwegs, also auch an den Venen, geschlossene Blutbahn, zum Theil, wie z. B. Wedl, auf Grund einzelner Beobachtungen eines direkten Ueberganges einer arteriellen in eine venöse Capillare.

Ich gehe zunächst noch auf die Angaben W. Müller's und Hoyer's über die

Anfänge der Venenbahn

genauer ein.

W. Müller schreibt: „Aus den Blutbahnen der Pulpa entwickeln sich die Venen mit gitterförmig durchbrochenen Anfängen.“ Mehrere, nur von den Elementen der Pulpa begrenzte Einzelströmchen der natürlichen oder künstlichen Füllmasse münden in ein allmählich sich erweiterndes Strömchen zusammen, welches Anfangs durch dasselbe Fasernetz mit anliegenden Kernen und lymphkörperartigen Zellen begrenzt ist, wie es in der übrigen Pulpa sich vorfindet. Nach kurzem Verlauf nehmen die begrenzenden Fäden an Breite zu, wodurch der Binnenraum eine zwar zarte, aber vollkommene Abgrenzung gegen die Pulpa erhält. Diese selbständig gewordenen Zweige vergrössern sich durch seitliche Einmündung ähnlich gestalteter und gehen sodann in die Epithel führenden feinsten Venenzweige über, indem ihre zarte Wand in die netzförmig umspinnende Bindegewebsschicht dieser continuirlich sich fortsetzt, während die Innenfläche einen Beleg spindelförmiger Epithelien erhält. Die dem Epithel anliegende Bindegewebsschicht verdichtet sich mehr und mehr, die fibrilläre Intercellularsubstanz bildet zuletzt ein ziemlich enges Netzwerk (in Henle abgebildet und beschrieben II, pag. 580). Auch ziemlich plötzliche Uebergänge einer venösen Capillare in das Pulpanetz hat Müller beobachtet.

Die Venenanfänge sind in der Pulpa ziemlich gleichförmig vertheilt (Hund, Katze); ein Theil liegt stets in unmittelbarer Nähe der

Malpighi'schen Körperchen und verläuft eine grössere oder geringere Strecke weit mit durchbrochener Wandung an deren Peripherie.

Der Uebergang der Venen in die eigentlichen Venenanfänge erfolgt bei einem Durchmesser von 0,016—0,01 mm.

Die kleineren Venenzweige vereinigen sich baumförmig zu grösseren, an welchen frühzeitig eine aus längsverlaufenden Bindegewebsfibrillen mit eingeschalteten Zellelementen bestehende Adventitia auftritt. An diese Zweige legen sich von benachbarten Balken cylindrische Muskelbündel der Länge nach an, welche mit der Wand sofort fest verwachsen. Indem dies nach und nach von mehreren Seiten geschieht, erhalten die sich vergrössernden Venenzweige ihre schon früher beschriebene starre, den Hirnhautsinus ähnliche Wandung, welche sie bis zu ihrem Austritt aus dem Organ beibehalten. Bisweilen münden die kleinsten Venenzweige direkt in die grossen unscheideten Venen.

Anastomosen fehlen in der gesammten venösen Bahn. Dieselben sind auf unrichtige Deutung von Injektionsbildern zurückzuführen. Eine Verbindung einer Venenbahn mit einer anderen ist nur durch die intermediäre Blutbahn hergestellt. Daraus würde sich zur Genüge erklären, warum die in eine der Milzvenen eingetriebene Injektionsmasse aus einer anderen wieder abfliesst.

Ich muss diese Angaben Müller's für die Katze im Grossen und Ganzen für zutreffend anerkennen.

Gegen die Ausführungen W. Müller's besonders bezüglich der Anastomosen wendet sich H. Hoyer. Er erklärt W. Müller's Darstellung betreffs der venösen Bahnen und Anfänge für unzureichend, weil er die bei Mensch und Nagern reichlich zum Vorschein tretenden, netzförmig unter einander anastomosirenden venösen Sinus für Netze lacunärer Anfänge hält und das zwischen diesen Sinus liegende Gewebe für (noch) nicht mit Injektionsmasse gefülltes reticuläres Gewebe. Den Beweis für die intermediäre Blutbahn sieht er in der Art und Weise, wie sich die Injektionsmasse bei Venenfüllung an den Enden der venösen Capillaren zeigt. Er erhielt die gleichen Bilder auch an den arteriellen Enden. Ausserdem lagen arterielle und venöse Enden stets durch einen beträchtlichen Zwischenraum getrennt. Hoyer hat ferner den Unterschied erkannt zwischen den Milzen der Thiergattungen mit reichlichen venösen Sinus und solchen mit spärlichen. Unter diesen Sinus versteht Hoyer Bluträume, die nur von dem bekannten Endothel umwandet sind, welchem das Pulpagewebe direkt aufliegt.

Solche Sinus sind, wie bereits von Müller hervorgehoben worden ist, sehr sparsam ausgebildet bei allen Thieren, bei welchen die Trabekel eine starke Entwickelung zeigen, so bei Wiederkäuern, dem Schwein, bei Raubthieren. Beim Menschen und den Nagern, Vögeln, Amphibien und Fischen ist das Trabekelsystem nur schwach entwickelt, die Venenscheiden umschliessen nur die stärkeren Venenäste, die feineren Venen aber bilden dichte Verzweigungen. Bei Mensch

und Nagern finden sich entschieden Anastomosen. Bei Hund und Katze sind die aus den bindegewebigen Scheiden heraustretenden Venen von capillärem Bau sehr sparsam, vereinigen sich im Allgemeinen nicht zu Netzen und endigen mit mehr oder weniger zugespitzten Ausläufern an der Peripherie der Follikel oder auch an der Peripherie der Milz unter der Kapsel, wohin auch ein grosser Theil der arteriellen Capillaren zieht. Die Auflösung der arteriellen Capillaren und die Anfänge der venösen beschreibt Hoyer genauer für die Umgebung der Keimlager: Die Enden der arteriellen Capillaren in den „Follikeln" reichen an die Venenanfänge niemals heran. An tingirten Präparaten hebt sich diese periphere Zone durch schwächere Tinktion deutlich ab vom centralen Theil des Follikels, welcher die reichlichsten arteriellen Capillarverzweigungen einschliesst. (Ich vermuthe, dass Hoyer unter dieser heller tingirten Zone den Umhüllungsraum der Keimcentren versteht.) Die Capillarenden entsenden in den peripheren Saum meist vereinzelte, auch verzweigte Fortsätze. An denjenigen Stellen, an welchen die Masse weiter vorgedrungen ist, findet man ein dichtes Netz unregelmässig ausgebuchteter Kanäle, welches den ganzen Saum der Follikel einnimmt. Stellenweise sieht man deutlich den Uebergang der die Arterie erfüllenden Masse durch diese intermediären Bahnen hindurch in die Venenanfänge an der Peripherie der „Follikel". Dieser Befund ergiebt sich schon bei geringem Druck. Bei stärkerem Druck kann die Injektionsmasse sowohl von den arteriellen als venösen Capillaren aus bis weit in das Keimlager hineingetrieben werden. Der die venösen Enden von den arteriellen trennende Zwischenraum ist bei Katze und anderen Thieren relativ breiter als bei Mensch und Nagern. Besonders hier lässt sich beobachten, dass eine Venenfüllung nur zu Stande kommt, wenn dieser Zwischenraum von der Masse erfüllt ist. Dies ist aber nur bei stärkerem Injektionsdruck der Fall.

Wären also unmittelbare capilläre Verbindungen zwischen Venen und Arterien vorhanden, so müssten sich diese eher füllen.

W. Müller hat dadurch die Kritik Hoyer's hervorgerufen, dass er versucht hatte, eine allgemein gültige, auf alle Milzen passende Beschreibung zu geben. Dass dies unzulässig ist, habe ich schon früher erwähnt. Während z. B. für die Milz der Katze Anastomosen der geschlossenen Venen gar nicht in Frage kommen, erscheinen solche für Kaninchen u. s. w. wenigstens sehr wahrscheinlich. Während man bei Kaninchen von „Pulpasträngen" (bei dem im Schnitt als intervasculären Streifen erscheinenden Gewebe) reden kann, fällt eine solche Bezeichnung für die Milz der Katze, wo die venösen Sinus sehr spärlich sind, ebenfalls dahin.

Es ergiebt sich nun doch aus alle dem, dass zwar hin-

sichtlich des Baues und der Vertheilung der Venenstämme verschiedene Meinungen herrschten und eben herrschen mussten, während andererseits die Grundidee der offenen Venenanfänge von Müller und Hoyer die gleiche ist.

Was meine eigenen Befunde bei der Katze betrifft, so will ich, dem Gang der eigenen Untersuchungen entsprechend, zunächst ein Injektionsbild der Venen beschreiben und dann auf die Einzelheiten am nicht injicirten Präparate eingehen. Am lehrreichsten sind diejenigen Präparate, in denen die Vene längsgeschnitten ist. Siehe Tafel XXIV, Fig. 2. Wir sehen ein Injektionsbäumchen mit feinen Verzweigungen. Es münden in die weite Hauptbahn ganz kurze seitliche Zweige, die schon nach sehr kurzem Verlauf in ein Netz sich auflösen. Ein ähnliches Bild bietet der Schrägschnit Taf. XXVI, Fig. 3. Es ist aus beiden Figuren ersichtlich, dass die Seitenzweigchen unter rechtem Winkel abbiegen. (Das Zusammenfliessen grösserer Venen erfolgt unter spitzem Winkel.) In Beziehung auf die Gefässvertheilung habe ich noch nicht den nöthigen Ueberblick. Eines ist sicher, dass die Venenanfänge nicht oder nur selten in direkter Fortsetzung der arteriellen Enden liegen. Jedenfalls sind bei der Katze die Zwischenräume so gross, dass die Injektionsmasse eine beträchtliche Strecke des Pulpagewebes durchlaufen muss, bis sie in die Venen gelangt. Bei gesonderter Injektion von Arterie und Vene erhielt ich Injektionsnetze am arteriellen Ende und am venösen Anfang, die beide bei kurzer Injektionsdauer durch einen nicht injicirten Bezirk reticulären Gewebes getrennt waren. Die Netze von Injektionsmasse am arteriellen Ende und venösen Anfang haben die gleiche Gestalt. Diejenigen der venösen Anfänge zeigen manchmal (bei Füllung durch die Venen) breitere einzelne Netzbalken aus dem Grunde, weil der Zufluss von den Venen her ein reichlicherer ist, als aus den arteriellen Enden. Hier und da sind die Netze am arteriellen Ende von denjenigen der venösen Anfänge auch dadurch zu unterscheiden, dass die aus den arteriellen Capillaren austretende Masse einen geraden, gestreckten (in direkter Fortsetzung der Capillare liegenden Weg zu durchlaufen strebt, also ein mehr gestreckteres Netz erzeugt, während die aus der venösen Capillare austretende Masse sich diffus sofort nach allen Richtungen verbreitet.

Wird die venöse Injektion länger und mit höherem Druck

ausgeführt, so füllt sich die ganze Pulpa. Es bleiben frei die Keimlager und die Capillarhülsen. Der Rand des mit Masse gefüllten Feldes gegenüber diesen ist nicht scharf, sondern gezackt. Wird ein sehr hoher Druck bei der Injektion angewendet, so kann man die Masse sehr oft tief in die Keimlager eintreiben. Diesen Weg in die Keimlager wird der Blutstrom intra vitam nicht einschlagen können.

Die Injektionsbilder werden erläutert und eventuell rectificirt durch die Beobachtungen an nicht injicirten Präparaten.

Fig. 4, Taf. XXIV stellt die Abbildung eines Venenanfanges vor und zwar handelt es sich hier offenbar um einen „plötzlichen Uebergang in die Pulpa", wie ihn Müller als Ausnahmefall beschreibt. Es öffnet sich das Lumen des Gefässes direkt in die Pulpalücken. Die Ausläufer der Pulpazellen stehen in Verbindung mit den letzten Partien der Gefässwand. Am natürlichen Füllungspräparate sieht man, wie das Blutströmchen sich theilt und in continuirlicher Linie in die Pulpalücken übergeht. Es wird hierbei sogar oft schwer, zu entscheiden, wo das Gefäss beginnt und die Pulpazellen aufhören, um so mehr als das Gefässlumen gerade etwa die Weite der Maschenräume der Pulpa hat. Die Gefässwand selbst stellt eine geschlossene, ausserordentlich zarte Lamelle dar, in der, nicht gerade reichlich, platte, wenig prominente Kerne liegen. (Es ist hier die Rede von nicht contrahirten Venen.) Unter der geschlossenen Wand verstehe ich, dass die sie bildenden Endothelzellen dicht aneinander schliessen und mehr oder weniger in der Flucht der wurzelwärts nächstfolgenden Theile liegen.

Ein Auseinanderweichen oder wenigstens ein nicht festes Geschlossensein des Endothels dieser Bahnen kann ich nicht annehmen. Hingegen finden sich präformirte weite Lücken, die allerdings nach Contraktion der Gefässe (bei Verblutung) enger erscheinen können. Es muss hier gleich Einiges über die eigenthümliche Form der venösen Endothelzellen angeschlossen werden. Vor allem ist zu erwähnen, dass die beschriebene, charakteristische Form (langer, spindelförmiger Leib, stark in das Innere prominirender Kern) sich vorwiegend in denjenigen Milzen zeigt, bei denen die cavernösen Milzvenen reichlich vorhanden sind. Bei der Katze war jene Prominenz der Kerne an grossen Venen gar nicht, an den kleineren nur spurweise vorhanden. War durch eine gute künstliche oder natürliche Füllung und

ebenso durch treffliche Conservirung die Vene gedehnt, so prominirten die Kerne nicht mehr in das Innere als in anderen Gefässbezirken. Aber auch bei Betrachtung der Menschenmilz (Neugeborener) zeigte sich bei Dehnung der Venen ein geringeres Prominiren. Ausserdem konnte ich auch durchweg einen ziemlich breiten Protoplasmasaum um die vorstehenden Kerne wahrnehmen. Ich sehe mich dadurch veranlasst, anzunehmen, dass dieses Prominiren der Kerne einfach ein Zusammensinken der Intima darstellt, genau so, wie wir es auch an der Intima der arteriellen Strombahn, hier in der Milz besonders deutlich an den Capillaren (postmortal) finden. Jede einzelne Endothelzelle hebt sich als Falte ab, schiebt sich (oder fliesst) gegen ihre Mitte zusammen, wo auch, etwas gegen das Lumen zu, der Kern liegt. Man sieht dies schön an Querschnitten. Zwischen diesen einzelnen Längsfalten oder Erhebungen ist dann die Verbindungsstelle zweier Intimazellen so dünn, dass es leicht erklärlich ist, wie die Täuschung eines Auseinanderweichens hervorgerufen werden konnte. Ich verweise übrigens auf Wedl's Arbeit, der Silbergrenzen in den Venen darstellte.

Besondere Einschnitte an der Aussenseite der Intimazellen, wie sie Henle beschreibt, konnte ich bei der Katze nicht nachweisen. Es hängt dies wohl damit zusammen, dass hier auch ein Netz circulärer Fasern von der Regelmässigkeit, wie es Henle und Frey abbilden, fehlt. Ich habe an Querschnitten bei anderen Arten (Hund z. B.) recht deutlich eine circuläre, umspinnende Faserlage gesehen, aber bei der Katze schien eine solche in vielen Fällen ganz zu fehlen. In anderen wiederum sah ich als Adventitia, wenn man sie so nennen darf, vereinzelte, sternförmige Zellen des Pulpareticulums.

Auf Grund dieser Befunde kann ich auch das Bild Henle's: „Querschnitt einer capillären Milzvene“ nicht für die Katze gelten lassen. Es findet sich hier ein solches Bild mit so dicker Gefässwand und prominirenden Kernen nur an Arterien. Wenn eine Vene eine solche dicke Wand aufweisen soll, müsste sie enorm contrahirt sein.

Ich habe im Vorhergehenden mich nur an diejenige Art venöser Anfänge gehalten, die in direkter Fortsetzung der kleinsten Venen in der Ebene des Schnittes verlaufen und deren Lichtung man continuirlich bis in die Pulpa verfolgen kann. Es

sind dies eben diejenigen Bilder von Venenanfängen, die keine anderen Deutungen zulassen, die auch jedenfalls die häufigsten sind. Es soll damit nicht gezweifelt werden an den von Müller beschriebenen seitlichen Oeffnungen, welche aus einer Venenbahn nach der Seite direkt und plötzlich in das Lückensystem sich öffnen. W. Müller hat insbesondere den an den Keimlagern vorbeiziehenden Venen eine derartige durchbrochene Wand vindicirt. Es lassen aber solche Bilder eben auch noch andere Deutungen zu, so dass ich mir ein endgültiges Urtheil nicht erlaube. Jedenfalls habe ich an concentrisch an einem Keimlager verlaufenden Venen stets noch ganz kurze Seitenästchen wahrgenommen, die sich dann auflösten, so dass ich eigentlich von einer durchbrochenen Wand nicht sprechen kann.

Im einen wie im anderen Fall handelt es sich um einen verhältnissmässig „plötzlichen Uebergang" (W. Müller). Mit Sicherheit habe ich eben auch nur diesen gesehen. Müller beschreibt ausserdem das Vorkommen eines allmählichen Ueberganges. An meinen Injektionspräparaten schien mir das gleiche vorzuliegen. Ich glaube aber (für die Katze) annehmen zu müssen, dass ein derartiges allmähliches Zusammentreten von Gerüstelementen der Pulpa allein zur Bildung einer immer mehr continuirlichen röhrigen Wand, oder umgekehrt, dass die Fortsetzung des Venenlumens zuerst in langgezogene gangartige, sich verzweigende Lücken der Pulpa, die dann wieder mit mehr gleichmässigen Lücken zusammenhängen, doch eben vielfach nur scheinbar an Injektionspräparaten sich zeigt.

Den gleichen capillären Bau wie die kleinsten Zweigchen von 11 μ zeigen auch noch Venen von circa 70 μ. Zu diesen weiten Venen ziehen dann ursprünglich von der Kapsel abgezweigte Balken und zwar so, dass ein solcher zunächst streckenweise der Vene einseitig anliegt. Im weiteren Verlaufe treten noch weitere solche hinzu. Es erscheint dann die Vene ganz in einen Balken eingebettet, gleichsam als eine Lücke, die mit Endothel austapezirt ist.

Eigenthümlich ist, dass selbst in diese grossen weiten Venenräume noch ganz kurze venöse Anfangsästchen einmünden.

Das Endothel der grössten Venen ist ebenso beschaffen, wie an den Venen anderer Organe.

Während ich also in Uebereinstimmung mit W. Müller

und Hoyer eine offene, intermediäre lacunäre Blutbahn (vorerst für die Katze) annehme, behauptet Sokoloff (Virchow's Archiv, 112. Band) das Gegentheil. Er glaubt den Beweis für geschlossene Blutbahn in der Milz des Hundes, Kaninchens, der Katze (p. 218) erbracht zu haben. Für den Menschen hält er das gleiche für sehr wahrscheinlich. Sein Resumé lautet:

„Es zeigt sich, 1) dass in der normalen Milz der Blutstrom sich unzweifelhaft in einem geschlossenen Gefässnetz bewegt;

2) dass geringe Grade der venösen Hyperämie in der Milz führen zu einer Blutüberfüllung der Venen der Pulpa, zu einer ödematösen Erweiterung der Maschenräume des reticulären Pulpagewebes und zu einem allerdings sehr spärlichen Uebertritt rother Blutkörper aus den Blutgefässen in die Räume der Pulpa;

3) dass bei hochgradigen venösen Stauungen ausserdem rothe Blutkörper in grossen Massen in die Maschenräume des reticulären Pulpagewebes gelangen, während gleichzeitig in ausgesprochener Weise das Bild des venös hyperämischen Milztumors entsteht; ferner

4) dass bei venösen Stauungen kurzer Dauer kleinere und grössere Lücken zwischen den Endothelien der Pulpavenen erkennbar werden und

5) dass diese Lücken zwischen den Endothelien den rothen Blutkörpern bei venöser Stauung den Eintritt in die Pulpa gestatten."

Die Art und Weise, wie Sokoloff zu Werke geht, ist folgende. Er untersucht die normale Milz, dann Milzen mit geringerer und höherer Hyperämie. Die Hyperämie bringt er durch Unterbindung der Milzvene während einer Dauer von 4 bis 30 Minuten zu Stande.

Auch bei normaler Milz findet Sokoloff „rothe Blutkörperchen in geringer Zahl in der Pulpa. Sie sind aber sehr sparsam zerstreut und recht schwer nachzuweisen". Bei geringeren Graden von Hyperämie (Unterbindung der Venen von 4 bis 10 Minuten) enthält die Pulpa „einzelne rothe Blutkörper, aber allerdings sehr wenige", hingegen ist sie ödematös geschwellt in Folge einer ausgiebigen Transsudation von Blutplasma aus den Venen. Bei hochgradiger Hyperämie, durch ½stündige Unterbindung der Vene bei Kaninchen erhalten, zeigt sich die Pulpa nun auch mit rothen Blutkörperchen durchsetzt.

Sokoloff's Meinung kann ich mich nicht anschliessen, aus dem Grunde, weil er auf einer nach meiner Ansicht unhaltbaren Basis weiter baut, nämlich der Annahme einer vollständigen oder doch fast vollständigen Blutleere der Pulpa s. s. in der Norm. Ich fand in einem sehr grossen Untersuchungsmaterial stets das Gegentheil, nämlich eine massenhafte Einlagerung von rothen Blutscheiben. Es zeigte sich der gleiche

Befund auch bei Celloidinpräparaten, wo der Einwand Sokoloff's dahinfällt, dass es sich um ein künstliches Ueberschwemmen der rothen Blutkörperchen handeln könne. Da nach meiner Ansicht also die Basis, auf der Sokoloff baut, unhaltbar ist, so geräth auch das übrige Gebäude bedenklich ins Schwanken.

Im Uebrigen will ich gerne glauben, dass es bei einem, durch $^{1}/_{2}$ stündige Unterbindung der Vene erreichten Blutdruck in der Milz zu solch tief greifenden Veränderungen und unter gewissen Bedingungen zu einem Auseinanderweichen der Intimazellen der Venen kommen mag, wenn ich auch der Ansicht bin, dass in den letzten Bildern Sokoloff's (Fig. 10 und 11) der gänzlichen Lösung der Intima eine ziemlich vorgeschrittene Maceration zu Grunde liegt. Inwieweit ich die sonstigen glücklichen Ideen (Venenöffnungen bei geschlossener Blutbahn, getrennte Betrachtung des Circulationsverhältnisses der einzelnen Blutbestandtheile in der Milz u. s. w.) bestätigen kann, erhellt aus dem Vorhergehenden und Folgenden.

Es muss hier kurz noch eines vorhin erwähnten Punktes Erwähnung geschehen, nämlich der Durchspülungen der Milz mit sogenannten physiologischen Lösungen und der daraus zu ziehenden Schlüsse. Ich glaube nämlich, dass man auf diesen Punkt nicht zu viel Werth legen darf, da immerhin angenommen werden kann, dass durch die Procedur eine Schädigung, Zerreissung oder Maceration der Endothelien erfolgt, wodurch wiederum dem intravasculären Strom der Weg zu dem intervasculären Gewebe geöffnet wird.

Die Form der Injektionsströmchen an den venösen Anfängen ist schon kurz besprochen, diejenige an den arteriellen Enden folgt weiter unten. Ist die ganze Pulpa gefüllt, so sehen wir das oft beschriebene Netzwerk der Injektionsmasse, in dessen Maschen die Bälkchen des Gewebsnetzes und (im Schnitt) je ein bis zwei Leukocyten liegen. Je concentrirter die Leimlösung war, desto geringer ist die Schrumpfung und desto enger sind die Maschen des Injektionsnetzes. Die mit Hoyer's Masse injicirte Pulpa bedarf eines ziemlich sorgfältigen Studiums (aus früher schon erwähnten Gründen). Bei genauer Untersuchung erkennt man aber, dass sie die aus gewöhnlichen Injektionsbildern gewonnenen Anschauungen bestätigen.

Es kommen nun manchmal Bilder in Injektionspräparaten,

wenn auch nicht bei der Katze, zu Gesicht, welche eine direkte Einmündung von arteriellen in venöse Bahnen vortäuschen. Es sind zweifelsohne dieselben Bilder, die zu der Annahme von „Uebergangsgefässen" führten. Es zeigt sich ein fast gerader Streif von Injectionsmasse, der von einer arteriellen Capillare aus bis in eine Vene oder venöse Capillare zieht. Ist die Injektionsmasse wenig geschrumpft, so glaubt man wohl auch ein Endothel am Rand des Streifens zu sehen. Es sind die gleichen Bilder, durch welche auch Hoyer (nach seiner eigenen Aussage) ursprünglich irre geführt wurde. Diese „Uebergangsgefässe" zeigen sich natürlich nur an Milzen, die von den Arterien aus bis in die Venen, mithin unter ziemlich hohem Druck injicirt wurden. Es ist nun eine leicht zu constatirende Thatsache, dass durch den, unter einigem Druck eindringenden Injektionsstrom die Zellelemente des Pulpamaschenwerkes bei Seite und flach gedrückt werden.

Das einzige, aber auch sichere Mittel, sich von dem Fehlen einer besonderen Endothelröhre an diesem „Gefässe" zu überzeugen, ist das von S. Seidel empfohlene Erwärmen des in Glycerin liegenden Schnittes. Es wird der Leim gelöst und man überzeugt sich leicht, dass die scheinbare Wand discontinuirlich, theils von Leukocyten, theils von Gerüstzellen gebildet ist. Im Uebrigen stellt sich nur ganz ausnahmweise einmal ein solches fragliches Bild ein. In der Mehrzahl der Fälle ist ein solches „Uebergangsgefäss" sofort als Trugbild zu erkennen. Der Injektionsstreif hat keine geradlinige Begrenzung, sondern ist gezackt; er ist ungleich dick, ausserdem stets dicker als die arterielle und manchmal auch als die dazu gehörige venöse Capillare. Die Erklärung, warum in diesen Fällen die Injektionsmasse in fast gerader Linie, und ohne in namhafter Weise die Pulpa zu füllen, zur venösen Bahn zieht, scheint mir nicht schwierig.

Es sucht sich eben die Injektionsmasse den bequemsten Weg, den Weg des leichtesten Abflusses. Diese Auffassung hat auch Hoyer, da er von „künstlich gebahnten kurzen Verbindungsbrücken zwischen beiden Gefässbezirken" spricht.

Ein Bild, das auch nur entfernt für wirkliche „Uebergangsgefässe" sprechen würde, habe ich am nichtinjicirten Präparate nicht gesehen.

Noch eine Angabe Hoyer's will ich kurz besprechen.

Derselbe glaubt, dass die in der Umgebung der Keimlager schon nach schwachem Druck auftretende Injektionsmasse den Capillaren des Keimlagers entstamme. Dies ist gewiss für viele Fälle richtig, da ja die Capillaren der Keimlager eben hier frei ausmünden, wie ich weiter unten zeigen werde. Die Erklärung passt aber nicht für alle Fälle. Meine Injektionen sprechen dafür, dass sich die Capillaren der Keimlager (wenigstens derjenigen mit Keimcentren) erst bei höherem Druck füllen, gewöhnlich erst, nachdem schon aus den übrigen Capillaren das Blut in die Pulpa übergetreten ist. (Es erklärt sich diese Eigenthümlichkeit wohl hinreichend aus dem in den Keimcentren herrschenden, grösseren Gewebsdruck, s. u.) Ich muss desshalb annehmen und ich habe es oft direkt beobachtet, dass die Pulpafüllung in der Umgebung der Keimlager zuerst von den ausserhalb dieser liegenden Capillaren herrührt und erst später auch von den Capillaren des Keimlagers.

Etwas, was gewöhnlich auch als Beweis für die offene Blutbahn angeführt wird, ist die bekannte Thatsache, dass es nicht gelingt, die Arterien von den Venen aus zu füllen (Hlasek, Stieda, Schweigger-Seidel). Nur wenn die Arterie vorher injicirt wird, soll es in manchen Fällen gelingen, die Injektionsmasse von den Venen aus in die Arterien zu treiben. Mir ist auch dies nicht gelungen.

Als einen Beweis für die intermediäre Blutbahn kann ich diese Thatsache aber nicht betrachten, da eine Compression der arteriellen Enden eben auch durch ein Convolut dicht gefüllter venöser Capillaren, welche direkt aus den arteriellen hervorgehen, aber die zarten arteriellen Enden rings umgeben, bedingt sein könnte. Wohl aber ersehen wir daraus, dass in der Milz eine Einrichtung vorliegt, um einen Rückfluss des venösen Blutes zu verhindern, was besonders bei äusserer Compression des Organes durch die umgebenden Eingeweide (Massage) oder bei activer Contraktion des Organes von Nutzen sein möchte.

Auch einer früheren Angabe Kölliker's und der zugehörigen Erwiderung W. Müller's muss ich gedenken. Kölliker glaubte einen Grund für die geschlossene Blutbahn in der sauren Reaktion der Pulpa gefunden zu haben. W. Müller fand aber eine alkalische Reaktion der Pulpa. Auch ich habe die Pulpa alkalisch reagirend getroffen, sehe hierin aber keinerlei

Beweis für irgend etwas. Dies ist ein negativer Befund, der nichts beweist, während saure Reaktion allerdings für das Vorhandensein reichlicher, blutleerer Theile sprechen würde. Es ist übrigens bei Kenntniss des Baues der Milz selbstverständlich, dass wir das wirklich extravasculär liegende Gewebe allein gar nicht prüfen können. Stets wird zugleich auch eine grössere Menge Blut aus den inliegenden Gefässen mit dem Lakmusplättchen in Berührung kommen.

Arterielle Endigungen.

Es folgt zunächst die Besprechung der Angaben W. Müller's. Ich schliesse mich diesem Autor zwar an, indem ich Capillaren mit „Hülsen" oder „Scheiden" von hülsenlosen unterscheide, aber dies nur für jüngere Thiere.

Wo diese Hülsen bestehen, und es ist dies noch eine beträchtliche Zeit nach der Geburt der Fall, sind die zugehörigen Capillaren und deren Endigungen nur im Zusammenhang mit diesen Hülsen verständlich. Sie werden also im Capitel „Capillarhülsen" besprochen werden.

Mit dem Auswachsen der Milz werden die Capillaren aber unabhängiger von der Hülse, vor allem ragen sie im Gegensatz zu jungen Stadien eine grössere Strecke über die Hülse hinaus. Diese Strecke zeigt dann genau den gleichen Bau, wie die hülsenlosen Capillaren, so dass die Beschreibung, die W. Müller von diesen gegeben, auch auf jene passt. Derselbe schreibt:

Die (hülsenlosen) Capillaren verlaufen gestreckt, ohne Anastomosen unter einander zu bilden. Sie bestehen alle aus dem eigentlichen Endothelrohr und einer dieses umgebenden Adventitia. Die Capillaren zeigen an ihrer homogenen Wand doppelte Contour und eingelagerte, alternirend gestellte Kerne. Bei einem Theile sind die elliptischen Kerne dichter als gewöhnlich gestellt, oder die Wand lässt sich eine Strecke weit als direkte Fortsetzung der Arterienintima auffassen, indem die spindelförmigen Zellleiber nicht zu der homogenen Membran des gewöhnlichen Befundes verschmelzen. Die Adventitia dieser Capillaren wird bei den Capillarhülsen besprochen werden. Der Uebergang der Capillaren in die Lücken der Pulpa erfolgt endlich nach vorheriger Verdünnung und Auffaserung der sogenannten Adventitia, deren Bindegewebselemente ohne scharfe Grenze in die zarte Zwischensubstanz der Pulpa übergehen. Die Art des Ueberganges ist bei allen Capillaren dieselbe. Die Gefässwand wird bei Verlust der

doppelten Contour sehr zart, wie fein granulirt. Die lang elliptischen Kerne werden breiter, dichter gelagert, mit rundlichen untermischt. Dabei zeigt sich oft eine leichte Verbreiterung. Die Wand des Gefässes spaltet sich nun in eine Anzahl zarter, kurzer, sich verschmälernder Fortsätze, welche je einem Kerne anliegen und in das zarte Fasernetz der Pulpa continuirlich übergehen. In der Wandung treten dadurch eine Anzahl rundlicher und spaltförmiger Lücken auf, durch welche das Lumen der Capillare continuirlich mit den von den Zellen und Fasernetzen der Pulpa begrenzten Hohlräumen zusammenhängt. Auch Spaltung des Gefässes kurz vor dem Uebergang in die Pulpa kann vorkommen. Die von Schweigger-Seidel beschriebenen Uebergangsgefässe glaubt Müller in den Bildern der Auffaserung der Capillargefässe mit spindelförmigen Wandzellen zu erkennen.

Vom Injektionspräparat giebt W. Müller folgende Beschreibung: An den gestreckten Capillarenden der Arterien zeigt die Injektionsmasse eine scharfe Abgrenzung und gleichmässiges Caliber „An der Uebergangsstelle verbreitert sich der Strom in der Regel etwas, um sodann mit 2—4 kurzen, seitlich sich abzweigenden Strömchen in die von den Zellen und Fasernetzen der Pulpa begrenzten Hohlräume sich zu ergiessen. Die Injektionsmasse bildet hier ein charakteristisches Netz kurzer ungleich weiter, unter rechten und spitzen Winkeln anastomosirender Strömchen, mit Erweiterungen an den Knotenpunkten. In den Maschen dieses Netzes liegen Zellen einzeln oder in Gruppen, welche mit den Fäden oder Membranen des Pulpagewebes dieselben ganz ausfüllen."

Die Angaben Hoyer's beziehen sich nur auf Injektionspräparate. Er schreibt: es fanden sich bei vorsichtiger arterieller Injektion der Milz verschiedener Thierklassen an den Enden der gut gefüllten arteriellen Capillaren erweiterte, rundliche, ovale verzweigte oder maulbeerförmige injicirte Räume (bei Oelmasseninjektion) ohne Spur von Verbindung mit den Anfängen der venösen Gefässe, welche von jenen Capillarenden durch einen relativ nicht unbedeutenden, aus gleichartiger adenoider Zwischensubstanz gebildeten Saum geschieden waren.

Sokoloff, der letzte Milzbearbeiter, beschreibt die arteriellen Enden nicht, weil seine Ergebnisse „sich nicht wesentlich von denen anderer unterscheiden". Er spricht von einer Einmündung „der Endverzweigung der Arterien in kleine Venenzweige". Es betreffen seine Untersuchungen vorwiegend Hund und Kaninchen. Sein Resumé, zu dem er auf schon besprochene Weise kommt, lautet: „Auf Grund dieser Untersuchungen darf man für die Milz des Hundes und des Kaninchens mit Sicherheit, und für die Milz des Menschen mit grosser Wahrscheinlichkeit behaupten, dass der Blutstrom in dem normalen Organe sich in geschlossenen mit Endothel ausgekleideten Bahnen bewegt." Bedauerlicher Weise giebt er kein Bild der oben beschriebenen direkten Einmündung.

Was Sokoloff's Urtheil über Hund, Kaninchen und Mensch betrifft, so kann und will ich noch kein Urtheil fällen, trotzdem ich noch eine beträchtlich grössere Menge von Milzen dieser Arten untersucht habe. Wenn der Verfasser aber zu dem Urtheil kommt, dass er bei der Katze „im Wesentlichen die gleichen Befunde" erhielt, so beruht dies auf tiefer gehendem Missverständniss. — Ich bin schon bei Gelegenheit der venösen Anfänge auf eine Kritik der Sokoloff'schen Angaben eingegangen. — Aber auch bezüglich der arteriellen Endigungen sind meine Befunde mit den seinigen im Widerspruch und muss ich, wie gesagt, in allen wesentlichen Theilen den Angaben W. Müller's beistimmen.

Indem ich zu meinen eigenen Untersuchungen über diesen Gegenstand übergehe, möchte ich mich noch gegen die öfter auftretende Meinung wenden, dass die ganze arterielle Endausstrahlung mit den Keimlagern in Beziehung stehe. Es ist ersichtlich, dass diese einen grossen Theil der arteriellen Endverästelung in Anspruch nehmen, dass sie mehr als andere Bezirke mit arteriellem Blut versorgt sein müssen.

Es erhellt dies wohl schon daraus, dass sehr früh, bevor überhaupt noch alle arterielle Capillaren gefüllt sind, sich Injektionsmasse in der Peripherie der Knötchen zeigt. Dass aber um diese allein sich der ganze Kreislauf dreht, kann ich bei der Katze nicht annehmen, da ich im ganzen Schnitt durch eine Milz, fast in gleichmässiger Vertheilung durch die ganze Pulpa, Capillarenden finde. Es ist dies besonders deutlich in jungen, 3 Wochen alten Milzen (wo wir schon voll ausgebildete Keimlager finden). Ebenso, um es gleich hier zu sagen, finde ich die Venenanfänge auch nicht nur um diese Keimlager angeordnet, sondern ich finde sie ebenso oder wenigstens fast so zahlreich an Stellen, die so weit von diesen entfernt sind, dass man sie nicht mehr in direkte Beziehung zu diesen zu bringen berechtigt ist. (Vergl. auch Müller's und Hoyer's Angaben.)

Von der Beschreibung der Capillaren der Malpighi'schen Körperchen sehe ich vorerst ab. Die Endigung derselben ist übrigens die gleiche, wie diejenige der übrigen Capillaren.

Betreffs der Beschreibung der Capillaren nun und ihrer Einmündung in das Pulpamaschenwerk kann ich W. Müller voll und ganz beitreten. Vor

allem ist festzuhalten, dass die arterielle Capillare von der venösen leicht kenntlich ist durch die dickere, starrere, gestrecktere und auch wohl kernreichere Wand. Wir gliedern diese Wand in ein Endothelrohr und eine Adventitia, trotzdem recht oft eine Grenze zwischen beiden nicht erkennbar ist. Ich verweise in dieser Beziehung auf das Capitel „Capillarhülsen". Diese kernhaltige Adventitia sendet überall Ausläufer zum Pulpanetz.

Die Auflösung der Capillare erfolgt durch direkten Uebergang des Capillarlumens in einen Pulpamaschenraum oder in eine Mehrzahl solcher, wobei die aufgefaserte, gespaltene Capillarwand continuirlich in das Netzwerk der Pulpa übergeht. Am schönsten konnte ich diese Auflösung bei Katzen von $3^1/_2$ Monaten verfolgen (Tafel XXIV, Fig. 1). Die Adventitia wird durch reichliche Ausstrahlung zum Fasernetz der Pulpa rasch dünner. Die Kerne werden spärlicher oder können ganz fehlen. Nun spaltet sich das Gefässrohr in mehrere, in Schnitten gewöhnlich 3 bis 4 sich verjüngende Fasern, die ebenfalls continuirlich in das Pulpanetz übergehen. Es ist ein ähnliches Bild, wie wenn man einen Strohhalm spaltet und die Röhrenstücke etwas ausbiegt. Jede dieser Fasern ist stets mit einem Kern versehen, gewöhnlich derart, dass das Gefäss gerade in der Höhe der Kerne sich spaltet. Dass dies wirklich die Zellen der Capillarwand, also der Intima sind, scheint mir festgestellt. Schwieriger wäre zu sagen, ob nicht kleine Bindegewebszüge, adventitiaartige Theile, diesen noch anhaften und ob diese Leisten oder Streifen von anscheinend homogener bindegewebiger Grundsubstanz vielleicht allein mit dem Pulpanetz in Verbindung treten, während der Belag von Endothelzellen vorher aufhört. Während nun in vielen Fällen, wie in der Abbildung (Tafel XXIV, Fig. 1), das Vorhandensein einer Adventitia nachweisbar war bis an die Auflösung der Capillare (und zwar als Fortsetzung des Gewebes der Hülse, wenn eine solche noch vorhanden), geht sie an anderen Capillaren viel früher verloren. In diesen Fällen erscheint dann die Capillare viel zartwandiger. Charakteristisch bleibt das Aussehen der arteriellen Capillare gegenüber der venösen aber dennoch vermöge der früher schon erwähnten Eigenschaften. Ich möchte hier aber noch erwähnen, dass die charakteristische Dicke der arteriellen Capillare vielfach nur eine scheinbare ist, insofern als die Capillarwand am conservirten

Präparate fast durchweg in Längsfalten gelegt ist. Der Grund ist darin zu suchen, dass die arteriellen Capillaren intra vitam an Stellen des höchsten Gewebsdruckes liegen, dabei aber durch den Blutdruck mehr oder weniger ausgedehnt sind (offen gehalten werden). Sobald der vitale Blutdruck aufhört, müssen sie natürlich compromirt werden, um so mehr, je verschieblicher die Umgebung ist.

Die Kerne, die sich schon durch ihre oblonge, länglichere Form von den Kernen der capillaren Venen unterscheiden, werden hier oft, wie auch Müller angibt, kürzer, rundlicher, ähnlich den Kernen der Adventitia. Ferner begegnete es mir öfter, dass die Grenzen der Intimazellen ohne besondere Imprägnation der Kittlinien erkennbar waren und bis zur Auflösung des Gefässes erkennbar blieben (siehe die Angaben Müller's). Die Form der Zellen ist dann eine mehr oder weniger breite spindelförmige.

Es muss hier nochmals erwähnt werden, dass durch die Faltenlegung der Intima bei Ansichten von der Innenfläche ein Bild hervorgerufen wird, das den erwähnten Befund vortäuschen kann.

Die hier geschilderte Form der Auflösung ist nicht nur die von mir am häufigsten beobachtete, sondern auch diejenige, die keine anderen Deutungen zulässt.

Nach Angabe Müller's entstehen ferner mancherorts durch seitliche Auffaserung „eine Anzahl rundlicher und spaltförmiger Lücken in der Gefässwand". Man erhält nun allerdings sehr häufig Bilder, wo der Eintritt des Gefässlumens in den entsprechenden Pulparaum eine rundliche, ovale oder spaltförmige Lücke darstellt, aber diese Lücke ist dann nur auf einer Seite von der Gefässwand begrenzt, auf der anderen Seite oder Hälfte schon vom Pulpanetz, so dass man nicht eigentlich von einer „Lücke in der Gefässwand" reden darf, wenn man sich genau ausdrücken will. Dass die zuletzt beschriebene Art des Ueberganges vorkommt, halte ich für erwiesen. Nachuntersucher wollen nicht etwa annehmen, dass Müller und ich den Anfang einer an der Wurzel abgeschnittenen, aus dem Präparate heraustretenden Capillarverzweigung für einen Uebergang in die Pulpa gehalten haben. Derartige Theilungen der Capillare kommen, wie auch aus Müller's Arbeit ersichtlich ist, allerdings, wenn auch selten, vor, so dass

man bei oberflächlicher Betrachtung Täuschungen ausgesetzt ist, besonders da diese Theilungen kurz vor der Auflösung auftreten.

Bei alledem hält man sich am besten nun doch an diejenigen Bilder, wo die Auflösung des Gefässes im Längsschnitt, und zwar in einem Schnitt durch die Längsaxe des Gefässes, liegt. Es ist dabei ganz gut möglich, dass auch früher schon seitlich am Gefäss Spalten vorhanden sind, wie Müller will. Gesehen habe ich derlei absolut einwandsfreie Bilder nicht, auch nicht bei injicirten Präparaten.

Mithin komme ich auf Grund sorgfältiger Untersuchungen zu dem Schlusse, dass eine freie Ausmündung der arteriellen Capillaren in das Pulpanetz sich wirklich nachweisen lässt. Ob daneben noch ein direkter Uebergang in die Venen durch geschlossene Bahnen vorkommt, kann ich nicht entscheiden. Bei der Katze kam mir eine solche nie zur Beobachtung; ich kann ein solches Vorkommniss bei der Katze im Hinblick auf die noch genauer zu besprechenden Lageverhältnisse der arteriellen Enden und venösen Anfänge auch nicht für wahrscheinlich halten. Bei dem Hunde habe ich in der That übrigens einmal wirklich eine sehr verdächtige Stelle gesehen. Ich komme darauf an anderem Orte zu sprechen.

Auf die Beschreibung der Injektionsbilder der arteriellen Endigungen glaube ich im Hinblick auf Müller's und Hoyer's Angaben verzichten zu dürfen. Ich verweise nur auf die Fig. (4), 5 und 6, Tafel XXIII. Es stellen diese die aus der Capillare in die Pulpa eintretenden Injektionsströmchen dar, wie sie sich bei wenig über die arteriellen Enden hinaus ausgedehnten Einspritzungen ergeben.

Keimlager.

Kurz nachdem die Arterien die gemeinsame Scheide verlassen haben, oder auch eine Strecke weiter stromab, finden wir die unter dem Namen der Malpighi'schen Körperchen bekannten Anhäufungen lymphoider Elemente.

Malpighi selbst sprach von „Körperchen", gab aber schon an, dass, wenn auch mit freiem Auge sich keine Höhlung in ihnen erkennen lasse, doch eine solche desshalb angenommen werden müsse,

weil die Körperchen beim Anstechen zusammenfallen. Joh. Müller, der wesentlich die Milz der Pflanzenfresser im Auge hatte, bei denen nach Remak die Umgrenzungsschicht der Körperchen besonders deutlich hervortritt, betrachtet diese Bildungen als Bläschen mit ziemlich dicker Wandung, was nicht ausschliesst, dass er einen weichen zelligen Inhalt annahm (vgl. Luschka's Bläschen der Steissdrüse). Remak vindicirt diesen Körperchen eine Kapsel, die aber bei Mensch und fleischfressenden Thieren oft so wenig entwickelt sei, dass die Grenze sich häufig der Wahrnehmung entziehe. Ecker, Gray und Kölliker entschieden sich für eine strukturlose umhüllende Membran. Nach Henle fehlt eine solche stets, wohl aber wird unter Umständen das „Bindegewebsnetz“ an der Peripherie zu einer festeren Schicht zusammengedrängt, welche trotz der Spalten den zähen Inhalt zusammenzuhalten vermag. Dies ist wesentlich der Standpunkt, den wir in späteren Arbeiten finden mit der Modifikation, dass seit der Entdeckung von Keimcentren in diesen Bildungen eine Permeabilität der etwa vorhandenen Rindenschicht angenommen wurde. Den unglücklich gewählten Namen „Follikel“ (Remak) verwirft Flemming und empfiehlt dafür ebenso wie für die gleichen Bildungen in den Lymphknoten den Namen „Keimlager“ (Brücke) als der Stätte, in der sich die Keimcentren bilden. Was den Inhalt dieser Keimlager betrifft, so ist schon von Remak die Identität ihrer Zellelemente mit denen der Pulpa erkannt worden.

Die Beziehung der Keimlager zu den Arterien wurde ebenfalls schon frühe richtig gedeutet. J. Müller bezeichnet dieselben als Auswüchse einer „weissen“ Scheide der Arterien und erwähnt, dass sie mit den durchsetzenden Arterien selbst nichts zu thun haben. Remak unterscheidet „Milzparenchym in dreifachem Lagerungsverhältniss“: 1) eingekapseltes Parenchym, das Parenchym der Malpighischen Körperchen, 2) Scheidenparenchym im Verlaufe der Arterie und 3) Pulpa. Henle sieht das Wesentliche in einer Infiltration des lockeren, der Arterie anliegenden Bindegewebes mit lymphkörperartigen Zellen und schreibt dem Auftreten von circumscripten Keimlagern eine untergeordnete Bedeutung zu. Eine solche könne entweder zu Stande kommen durch stärkere, lokale Vermehrung der im periarteriellen Bindegewebe enthaltenen Zellgebilde oder durch eine stärkere Durchtränkung desselben mit Intercellularflüssigkeit. Schweigger-Seidel stellt sich auf den gleichen Standpunkt. Es giebt ausführliche Angaben über die gewöhnlich excentrische Lagerung der Arterie in dem Follikel. Er bespricht ausführlich das Verhältniss des von Kölliker entdeckten Capillarnetzes der „Follikel“. Mit seinen Angaben stimmen die Befunde Billroth's, Kölliker's, im Ganzen auch die Huxley's und W. Müller's überein. (Kowalevsky wollte eine Centralvene statt der Arterie gesehen haben.) Auch die neueren Bearbeiter stellen sich wesentlich auf jenen Standpunkt. Ein Netzgewebe im Innern der Keimlager wird ebenfalls von Allen anerkannt. Dagegen

variiren bei den neueren Beobachtern einigermaassen die Ansichten über die äusseren, begrenzenden Faserlagen und überhaupt über die Frage, ob die Knötchen und lymphadenoiden Scheiden auf Grund einer Infiltration der Arterienscheiden oder einer solchen der Adventitia entstanden zu denken sind. Während Leydig die Adventitia als Sitz der Knötchen und Lymphinfiltrationen annimmt, verficht W. Müller die Ansicht, dass es die Arterienscheide sei, die sich cytogen (Kölliker), oder adenoid (His) umwandle, und zwar diejenige Gefässscheide, die von der Kapsel aus den eintretenden Gefässen mitgegeben wird und sich nach unserer Auffassung in keiner Weise von den Balken unterscheidet. Eine Mitbetheiligung der Adventitia trete allerdings für viele Fälle hinzu.

In dieser Frage musste eine Entscheidung möglich sein, sobald sich die Entwickelung eines solchen Keimcentrums verfolgen lässt. Eine Andeutung über den Modus dieser Entwickelung giebt hypothetischer Weise Möbius. Ich komme später darauf zurück.

Bei Untersuchung einer Reihe von Milzen verschiedenen Alters ist es ein leichtes, den Verlauf der Bildung der Keimlager zu verfolgen. Noch in der Milz eines 12 cm Kätzchen finden wir nur wenig weit vorgeschrittene Bildungsstadien der Keimlager; aber auch bei fast erwachsenen, ja möglicherweise auch noch bei schon erwachsenen Katzen, können wir sämmtliche verschiedene Entwickelungsstadien neben einander beobachten. Bevor ich auf die Darstellung dieser Entwickelung eingehe, muss ich erst einige andere Punkte klarstellen. Zunächst ist festzuhalten, dass wir bei Katzen nur höchst selten einmal eine über eine grössere Strecke hin continuirlich infiltrirte Scheide finden. Höchstens finden wir einzelne langsam an- und abschwellende, spindelförmige Anhäufungen lymphoider Zellen oder eine Mehrzahl auf einander folgender und mehr oder weniger mit einander confluirender, kugeliger Anhäufungen.

Es muss andererseits auf jeden Fall, wie auch Stöhr verlangt, ein Unterschied gemacht werden zwischen den (gewöhnlich nicht scharf nach aussen abgegrenzten) locker liegenden Anhäufungen in rundlicher Form, bei denen im Schnitte auf der ganzen Fläche die Zellen gleichmässig vertheilt liegen, und denjenigen circumscripten, kugeligen, dichtgedrängten Zellenanhäufungen, die mit einem hellen Inneren, einer Stelle weiter auseinander liegender Zellen und einem dunklen Hof, einer Stelle sehr dichtgedrängter Zellen versehen sind. Es ist nun wahrscheinlich, dass die Bildungen der letzten Art

aus den Bildungen der ersten Art ihre Entstehung nehmen, vielleicht auch wieder zu solchen werden können. Durch eine Reihe von Untersuchungen Flemming's stellte sich nämlich heraus, dass in den lymphoiden Anhäufungen mit hellem Centrum die Theilungsfiguren bedeutend vermehrt sind gegenüber solchen ohne helles Centrum. Wir werden also annehmen müssen, dass in den lymphoiden Anhäufungen das eine Mal ein regeres, das andere Mal ein minder reges Wachsthum vorhanden ist. Ohne Rücksicht hierauf in allen Fällen von „Hyperplasien" zu sprechen, wie W. Müller es zu seiner Zeit that, scheint mir nun nicht mehr zweckmässig zu sein. Ich werde vielmehr, nach dem Vorgange Flemming's, zwischen Keimlagern mit Keimcentrum und solchen ohne Keimcentrum unterscheiden. Dabei verstehe ich unter Keimcentrum nicht eine Stelle des ausschliesslichen Wachsthums, sondern nur eine solche von besonders grosser Wachsthumsintensität im Vergleich zu derjenigen der Umgebung, da wir eben auch ein, wenn auch bedeutend geringeres, Wachsthum in der Umgebung und in den Keimlagern ohne helles Centrum annehmen dürfen. Kommen uns ja doch auch noch ausserhalb eines Keimcentrums Theilungsfiguren zu Gesichte.

Welches sind nun die verschiedenen Bilder von Keimlagern, die uns bei der Milz der Katze auffallen?

Zwei verschiedene Bilder sind schon erwähnt:

1) Wir finden unter anderen nicht scharf abgegrenzte, immerhin rundliche, von Capillaren durchzogene Lymphkörperchen-Anhäufungen mit wenig ausgeprägtem Keimcentrum. Stärkere Bindegewebszüge, besonders solche fibrillären Charakters, sind nicht nachweisbar, es macht den Eindruck, als ob wir einfach in dem reticulären Pulpanetz eine dichtere Zellanhäufung hätten.

In diesen erscheint manchmal am gefärbten Präparat eine noch dunklere, gewöhnlich central gelegene Stelle 1 a), oder wir finden im Innern dieses dunkleren Feldes auch noch ein ganz kleines helles Feld (Fig. 1 b).

2) Im Gegensatz zu diesen Bildern finden wir nun andere scharf abgegrenzte Knötchen mit grossem, hellem Keimcentrum, gewöhnlich mit noch reichlicherem Capillarnetz, als bei 1). Bei genauerem Zusehen kann hier noch unterschieden werden, ob die begrenzende Faserlage von straffe-

rem, fibrillärem Charakter ist, und die Beschaffenheit des Bindegewebes der Kapsel und Balken hat 2a), oder ob diese abgrenzende Schicht aus dem zarten Gewebe der Pulpagrundsubstanz gebildet ist, resp. sich als ein Maschenwerk darstellt, das wir aus einer Zusammendrängung des reticulären Gewebes der Pulpa herleiten können 2b).

Diese zweite Art: scharf abgegrenzte Knötchen mit grossen Keimcentren, fand ich besonders ausgesprochen in den Milzen von Katzen, welche zwar anscheinend ausgewachsen waren, an Grösse aber aus verschiedenen Gründen (Pigmentmangel u. s. w.) vielleicht nicht zu den ganz ausgewachsenen, fertig ausgebildeten gezählt werden können. Ich werde kurz, meinen Präparaten entsprechend, von $3^1/_2$ Monat-Milzen (der Katze) reden.

Es gesellen sich zu den zwei besprochenen Hauptformen von Knötchen noch zwei weitere, an Grösse ihnen nachstehende Arten von Knötchen, die man vorzüglich bei ganz jungen Thieren trifft. Wir finden nämlich

3) in der jungen Katzenmilz Knötchen mit concentrischen Faserlagen fibrillären Charakters, mit schrägen Verbindungszügen. In den hierdurch gebildeten Lücken liegen die Lymphkörperchen spärlich. Das eine Mal findet man diese Fibrillenzüge durch die ganze Masse des Knötchens 3a). Dann aber zeigen sich etwas anders beschaffene, auch etwas grössere Knötchen der jungen Katzenmilz, welche als ältere, höhere Entwickelungsstadien der soeben genannten aufzufassen sind 3b). Dieselben zeigen Zeichen eines schnelleren Wachsthums von innen nach aussen. Wir finden nämlich eine dichtere Lagerung der Zellen im Inneren; nur ein zartes (junges) Netzgewebe dient ihnen zur Grundlage, während die stärkeren, fibrillären Züge nach der Peripherie verschoben sind; ja öfters finden wir letztere nur in den äusserten Lagen des dann besonders scharf abgegrenzt erscheinenden Knötchens oder Keimlagers. Capillaren finden wir bei diesen älteren Typen gewöhnlich schon entwickelt, während sie in den jüngeren Formen in der Regel noch fehlen.

Während diese dritte Art von Knötchen gegenüber der Pulpa scharf abgegrenzt erscheint, finden wir

4) bei einer zweiten Art von in der Entwickelung begriffenen, durch Faserzüge ausgezeichneten Knötchen vorwiegend die Pulpa betheiligt, und keine scharfe Grenze zwischen

Knötchen und Pulpa. Es zeigen sich in der Umgebung einer Arterie zunächst dieser aufgefaserte, fibrilläre Züge der Scheide, zwischen denen Lymphkörperchen liegen, aber um dieses Gebiet herum ist auch das Pulpanetz mit freien Zellen infiltrirt. Kommt es hier zu raschem Wachsthum, so geht dies auf Grund des in der Pulpa liegenden Theiles der Zellanhäufung vor sich. Zugleich mit der Infiltration des Pulpanetzes geht Hand in Hand eine Dehnung des Pulpagewebes im Centrum des Herdes, eine Zusammendrängung der Maschen gegen die Peripherie desselben. Capillaren finden wir auch hier gewöhnlich erst mit dem Auftreten eines schnell wachsenden (Keim) Centrums.

5) Endlich haben wir noch die Verhältnisse zu untersuchen der allerjüngsten und kleinsten Knötchen resp. der Bildungen, die zu solchen werden. Wir finden solche z. B. bei einem 12 cm Kätzchen. Sie zeigen sich als geringe Infiltration der bindegewebigen Hülle einer Arterie. Es können dabei auch in den nächstliegenden Maschen der Pulpa die Zellen etwas dichter gedrängt liegen.

Capillaren sah ich hier noch nicht.

Bei allen diesen Angaben muss ich mich natürlich gegen den Vorwurf verwahren, als habe ich etwa ein Segment eines Knötchens, das durch den Schnitt nur von der äussersten Randpartie eines solchen entnommen war, für eine besondere Art gehalten. Man entgeht dieser Täuschung nur dadurch, dass man sich an Serienschnitte hält.

Mutatis mutandis kehren diese verschiedenen Bilder in der Milz sämmtlicher, von mir untersuchten Thiere wieder. Meine Untersuchungen hierüber können nicht als abgeschlossen gelten, d. h. es fehlt mir bis jetzt das genügende Material, um diejenigen Verhältnisse, welche für eine Milz bleiben, von denen zu unterscheiden, die einer Schwankung unterworfen sind. Es ist bekanntermassen von F l e m m i n g ein Keimcentrum als ein v a r i a b l e s G e b i l d e aufgefasst worden. Ich bin von dieser Variabilität überzeugt, kann aber noch nicht beurtheilen, ob ein solches Keimcentrum sich auch unter n o r m a l e n Verhältnissen bilden und rückbilden kann oder ob dies nur unter krankhaften Verhältnissen geschieht, etwa bei Blutverlusten. Ferner kann ich noch nicht unterscheiden, ob solche Centren vielleicht vica-

rirend für andere in anderen Organen, oder vielleicht auch für das Knochenmark eintreten resp. sich entwickeln können.

Nach dem, was ich bis jetzt gesehen, muss ich mich den meisten Milzbearbeitern anschliessen, und erstens Thierarten mit „abgegrenzten Follikeln" der Milz unterscheiden und zweitens solche mit „continuirlichen lymphadenoiden Scheiden und Hyperplasien in solchen".

Manchen Beobachtungen zu Folge scheinen sich die mehr oder weniger scharf abgegrenzten Knötchen in denjenigen Milzen zu finden, wo das lymphadenoide Gewebe vorwiegt, die nicht abgegrenzten Scheiden dagegen bei Thieren, in deren Milzpulpa das Capillarnetz gegenüber dem adenoiden Gewebe überwiegt. Es ist nun freilich oft recht schwer, eine scharfe Grenze zwischen den Knötchen und der Pulpa zu ziehen, aus dem Grunde, weil die aus der Peripherie des Knötchens austretenden Zellen oft noch weit hin das ganze, umliegende Pulpagewebe überschwemmen und verdecken.

Man kann jedenfalls mit vollem Recht dasjenige Gebiet zur Pulpa rechnen, in welches der frei ausserhalb der Gefässe circulirende Blutstrom bei möglichst wenig gehindertem Abfluss und geschwächtem, arteriellem Druck noch hineingelangt. Wie weit solches der Fall ist, ersehen wir an den natürlichen Injektionspräparaten, welche dadurch gewonnen sind, dass das ganze (kleine) Thier ohne Unterbindung des Milzstieles in die Conservirungsflüssigkeit gebracht wurde oder an künstlichen Injektionspräparaten, welche dadurch hergestellt sind, dass bei schwachem Druck und bei offen gehaltenen Venen von der Arterie aus flüssige, aber rasch erstarrende, Injektionsmassen in die Milz eingespritzt worden sind.

Gerade bei der $3^1/_2$ Monat-Milz fand ich die so bestimmten Grenzen der Pulpa mit denjenigen der Knötchen übereinstimmen, indem ausserhalb dieser Grenze keine dichtere Zelleinlagerung sich fand, hingegen aber ein dichter Injektionskranz. Was hier als Knötchen der Milz erschien, entspricht dann genau dem, was von Flemming bei den Lymphdrüsen ebenfalls als Knötchen bezeichnet wird, also das „Keimcentrum" mit der „dunkeln Schale". Nicht mit eingerechnet ist aber die von ihm in den Lymphdrüsen beschriebene „äussere helle Zone".

Nun ist aber anderseits auch bei der Milz die Abgrenzung

der Lymphzellenanhäufung vielfach sehr undeutlich und ferner schwankend. Das eine Mal fällt sie zusammen mit den Grenzen der blutgefüllten Lacunen, das andere Mal greift sie weit in das letztere Gebiet. Unter allen Umständen erscheint die Abgrenzung zwischen den unter schwachem Druck sich füllenden Pulparäumen und der dunkeln Schale um das Keimcentrum als das weniger Veränderliche und Schärfere. Will man die Bezeichnung Knötchen, worunter doch etwas in weicherer Umgebung schärfer Begrenztes, Compakteres zu verstehen ist, beibehalten, so kann man sie meiner Meinung nach auch in der Milz nur für diejenigen Complexe, die vom freien Blutstrom für gewöhnlich nicht durchsetzt werden, anwenden. Die helle Zone aber, welche in der stark entbluteten Milz entsprechend dem sonst mit Blut gefüllten Bezirke der Pulpa zunächst dem Keimlager entsteht, kann nicht wohl zum Knötchen im engeren Sinne, sondern eben nur zur Pulpa gerechnet werden. Dies erhellt auch schon daraus, dass ich in der Milz des Ochsen in diese helle Zone reichlich Capillarhülsen eingelagert fand. Am besten wäre es natürlich, den Ausdruck Milzknötchen, Milzkörperchen u. s. w. ganz fallen zu lassen. Auf keinen Fall ist die Annahme zulässig, dass das, was die Autoren bis jetzt darunter verstanden haben, stets übereinstimmenden Bezirken entspreche und eine besondere und von der Pulpa verschiedene Einlagerung darstelle. Ich gebrauche also, wie es Flemming, nach Brücke's Vorgang, empfiehlt, für den ganzen Bezirk der „lymphatisch infiltrirten reticulären Bindesubstanz“, gleichgültig, ob es sich um die Arterienhülle oder Pulpa handelt, das Wort „Keimlager“. Besonders markirte Heerde in denselben werde ich (als „Sekundärknötchen“ oder) ihrem physiologischen Verhalten gemäss als „Keimcentren“ bezeichnen.

Nach diesen Ausführungen will ich versuchen, auf Grund der beschriebenen nebeneinander oder an verschieden alten Milzen beobachteten Bilder, ein Bild der Entwickelung der Keimlager zu construiren.

Den Beginn der Entwickelung von Keimlagern stellen dar Fig. 2 und 3, Taf. XXIII. Wir sehen im Längs- und Querschnitt eine Arterie. Die innerste Schicht wird durch die Intima mit ihren oblongen Kernen gebildet. In Figur 3 erscheint sie in Falten gelegt. Daran stösst eine noch relativ muskelschwache,

kernarme Media. Schon bis an diese reicht an manchen Stellen die lymphoide Infiltration des umgebenden Gewebes heran. Eine Anheftung des fibrillären Gewebes an die Media ist zwar überall nachweisbar, aber zwischen diesen Anheftestellen dringen die Leukocyten bis an die Muscularis. In einigen Fällen hat die Infiltration nur das die Arterie einhüllende faserige Bindegewebe ergriffen, während in anderen Fällen auch das umliegende, reticuläre Gewebe dichter mit Zellen gefüllt erscheint. Da im ersten Fall die Heerde kleiner sind als im letzteren, so glaube ich annehmen zu dürfen, dass hier in diesem letzteren eine ältere Phase der Entwickelung vorliegt und dass also die erste Entwickelung eines Keimlagers stets in dem periarteriellen Bindegewebe erfolgt. Ich rede nur von Bindegewebe, weil eine Sonderung des periarteriellen Gewebes in Scheide und Adventitia in diesem Alter nicht nachweisbar, wohl auch noch nicht vorhanden ist.

Von diesem ersten Grade der Infiltration des periarteriellen Bindegewebes aus stehen nun zwei Wege offen für die Weiterentwickelung von Keimlagern. Es entwickeln sich dieselben entweder vorwiegend in der Arterienhülle oder vorwiegend in der Pulpa; im zweiten Falle mit grösserer oder geringerer Mitbetheiligung der arteriellen Hülle. Dabei kann als Regel festgehalten werden, dass von einer beschränkten Stelle, einem Centrum aus, das Wachsthum erfolgt, ganz ähnlich wie es sich Möbius etwa vorgestellt hat.

Es ergibt sich hieraus von selbst der Grund, warum in ausgebildeten Keimlagern die Arterie excentrisch liegt.

Besprechen wir nun zuerst die Entwickelung von Keimlagern in der bindegewebigen Arterienhülle allein. Wir finden da bei älteren, als der genannten Phase eine stärkere Lockerung und dichtere Infiltration mit Lymphzellen. Zugleich beginnt auch das Wachsthum des Bindegewebes, das nun bald deutlich concentrische Anordnungs-Linien, circuläre Züge fibrillären Charakters mit spitzwinkelig abgehenden Verbindungszügen aufweist. Bei genauer Betrachtung solcher Stadien lässt sich jetzt öfters ein Unterschied zwischen Scheide und Adventitia machen.

Dies war z. B. der Fall bei einer 6 monatlichen Menschenmilz. Auf einer Seite lag die Arterie mit dem straffen Scheide

und der mehr gewellten Adventitia. Man sah beide Schichten von der Arterie aus abbiegen. Die Scheide verlief unaufgefasert ein Stück weit an der Peripherie des Keimlagers, während die Adventitia unter Auffaserung die Grundlage für dasselbe abgab.

Dies war einer der Fälle, wo man sagen konnte, dass allein nur, oder vorwiegend auf Grund der Adventitia ein Keimlager sich zu bilden begann.

Für die Mehrzahl der Fälle aber hat man wirklich den Eindruck, dass das Anwachsen zu grösseren Keimlagern vorwiegend auf Grund der Auffaserung der Scheiden erfolgt, allerdings unter mehr oder weniger tief greifender Betheiligung der Adventitia. Man sieht nämlich die Scheide eine Strecke weit vor dem circumscripten Keimlager locker werden, in einzelne Fasern (unter denen ich selbst noch einmal glatte Muskelfasern fand) aus einander weichen und mit Lymphzellen sich infiltriren. So geht die straffe Scheide ganz allmählich in die Stelle der stärksten Anhäufung von Lymphelementen über. Wir haben hier einen direkten Uebergang der Scheide in Keimlagergewebe, nicht eine Substitution durch infiltrirtes Pulpagewebe.

Diese Auflockerung der Scheide ist eine vollständige, so dass auch die Randpartien keine continuirliche Lage, keine abschliessende Membran vorstellen, sondern auseinander liegende, durch schräge Züge in Verbindung stehende Fasern und Platten. Liegen irgendwo an der Grenze eines Keimlagers mehrere Faserzüge dicht beisammen, so haben wir es nur mit einem zum gröberen Gerüstwerk der Milz sich abzweigenden Balken zu thun.

Ob und wie weit die Adventitia mit betheiligt ist, ist oft schwer zu beantworten, indem auch schon im Stiel des Keimlagers durch die Lymphzellen-Infiltration die Grenze zwischen Scheide und Adventitia verwischt wird. Müller schreibt:

„Verläuft die Arterie in einer einfach cytogen umgewandelten Scheide oder liegt sie seitlich an einem Follikel, so unterscheidet sich die Adventitia vom gewöhnlichen Verhalten in der Regel nur durch eine Lockerung der Bindegewebsfibrillen und das reichlichere Vorhandensein elliptischer Kerne, neben spärlichen lymphkörperartigen Zellen. Die Lockerung ist geringer an den inneren als an den äusseren Lagen, welche ohne scharfe Grenze in die umgebende Scheide übergehen. Verläuft der Arterienzweig dagegen excentrisch oder central (ich habe hier anzuführen und es erhellt dies auch aus der Art

der Entstehung, dass eine Arterie central nur in den ersten Bildungsstadien getroffen werden kann, nicht mehr aber, sobald ein Keimcentrum sich gebildet) durch eine hyperplastische Stelle der Scheide, so verändert sich das Aussehen der Adventitia gewöhnlich in höherem Grade. Die Lockerung der Bindegewebsfibrillen wird beträchtlicher und erstreckt sich auch auf die inneren Lagen selbst bis an die Muscularis heran; die zwischen den Fibrillen liegenden Lymphkörper werden reichlicher, und nur in unmittelbarer Umgebung der Muscularis bleibt eine Anzahl elliptischer Kernformen; zugleich werden die aufgelockerten Fibrillen, je weiter nach aussen, um so blasser und zarter und gehen unmerklich in die zarte zwischen den Zellen des Follikels vorhandene Zwischensubstanz über. An beiden Stellen ist dieses Verhalten jedoch nur Regel; die Adventitia kann bei centralem Verlauf der Arterie durch einen Follikel in ihren innersten Schichten ausnahmsweise fast unbetheiligt bleiben, und sie kann bei seitlicher Lagerung eine beträchtliche, durchgreifende Auflockerung darbieten."

Es erhellt aus dem Obigen, dass auch W. Müller schon eine Mitbeeinflussung der Adventitia als Regel angenommen hat und zwar derart, dass die Lockerung und Infiltration von aussen her beginnt; dieser Prozess schreitet oft bis an die Muscularis heran fort, oft aber auch nicht. Müller gibt ferner zu, dass die Adventitia ohne scharfe Grenze in die Fasern der Scheide übergeht.

Bei dem genannten Stadium der Entwickelung von Keimlagern (auf Grund der bindegewebigen Hülle) finde ich ebenfalls das von Müller beschriebene Verhalten der Mitbetheiligung der Adventitia. Wir finden öfter ein Heranreichen der Infiltration, eine Lockerung der Adventitia bis in die inneren Schichten als keine solche. Eine dünne Lage von Bindegewebsfibrillen ist an der dem Keimlager abgewendeten Seite bei excentrisch liegenden Arterien aber immer noch zu sehen. Es muss aber nochmals betont werden, dass eine scharfe Unterscheidung der Fasern der Adventitia und Scheide gewöhnlich nicht zu treffen ist, wenigstens nicht an unausgepinselten Präparaten.

Ich muss nun aber doch hervorheben, dass es Fälle gibt, wo die Adventitia ausschliesslich betheiligt ist, die straffe Scheide ganz unbetheiligt.

Was erhellt nun aus der grösseren oder geringeren Betheiligung der Adventitia an der Infiltration mit Lymphzellen? Wir sehen, dass die Angabe Müller's, die Keimlager entstehen

durch cytogene Umwandlung der Scheide, nicht ausreicht. Wir müssen vielmehr sagen: Die Keimlager entstehen als lymphoide Infiltrationen der gesammten Arterienhülle, d. h. sie nehmen ihren Ursprung aus der bindegewebigen Hülle der Arterien, durch Lockerung und Einlagerung von Leukocyten in dieselbe. Das weitere Wachsthum geht aber vor sich, ohne sich um das Gewebe zu kümmern, so dass wir also die Keimlager im Laufe der Entwickelung wesentlich auf Grund der Scheide, oder auf Grund der Adventitia, oder der Pulpa sich weiter entwickelnd finden können.

Ich glaube, dass diejenige Partie der bindegewebigen Hülle, welche der Pulpa zugewendet ist, die von der Infiltration zuerst ergriffene ist. Wodurch ist nun diese Infiltration bedingt? Haben die Arterienhüllen in sich schon die Eigenschaft, sich an bestimmten Stellen in dieser Weise weiter zu entwickeln? Entwickeln sich auch die ersten lymphoiden Keimzellen in den Arterienhüllen selbst?

Es wäre im Gegentheil sehr verführerisch, eine einfache Einwanderung von Keimzellen von der Pulpa her anzunehmen. Nach unseren jetzigen Kenntnissen müssten diese Zellen fortpflanzungsfähige, lymphoide Zellen sein. Es müssten dann aber doch bei solcher Einwanderung noch ganz besondere Verhältnisse der Bindegewebshüllen an einzelnen Stellen der Arterien gegeben sein; denn wir finden ja z. B. auch in Balken oder Venenwand thatsächlich eingewanderte Leukocyten, aber eine Auffaserung, Lockerung folgt deren Einwanderung nicht, trotzdem das Gewebe der Venen u. s. w. doch anscheinend ganz gleich beschaffen ist, wie dasjenige der Arterienscheide.

Wir haben bis jetzt Fälle besprochen, wo in dem Keimlager die Zellen noch locker und gleichmässig vertheilt sind, wo wir als Substrat des Keimlagers entweder nur fibrilläre Züge finden, oder nur kleinere Partieen lymphadenoiden Gewebes. Das weitere Wachsthum geht in der Weise vor sich, dass von einem Punkte aus ein **rascheres** Wachsthum beginnt. Hier zeigt das Keimlager einen dunkleren Fleck (am tingirten Präparate), an welcher Stelle die Zellen **dichter** liegen. Dieser Fleck wird bald grösser und es er-

scheint ein helles Centrum, das Keimcentrum, durch welches der ursprünglich geschlossene dunkle Fleck gleichsam zu einer dunkleren Schale auseinander getrieben wird. Mit dem Entstehen der dunkleren Flecke schon wird das fibrilläre Gewebe nach aussen peripher verschoben und zusammengedrängt, so dass wir es bei ausgebildetem Keimcentrum nur noch als äussere Umgrenzung der dunklen Schale finden. Im Inneren dieses ganzen Bezirkes ist nur lymphadenoides Gewebe zu finden.

(Wir finden nun auch Keimlager mit Keimcentrum und dunkler Schale, bei welchen um letztere herum ein hellerer, aus lymphadenoidem Gewebe bestehender Hof sich findet, der dann aussen gegen die Pulpa durch ein engeres Flechtwerk von Fibrillen abgegrenzt ist. Wir müssen uns hier vorstellen, dass das Keimlager nur auf Grund der äusseren Schichten der Bindegewebshülle (also Scheide) entstanden ist, und zwar derart, dass erst ein grösserer lymphadenoider Bezirk sich gebildet hat, in dessen Inneren später ein Keimcentrum auftrat.)

Diese abgegrenzten Keimlager können in diesem Stadium gegen die Pulpa mit deutlicher Grenzlinie aufhören, so dass bloss „Sekundärknötchen“ Flemming's vorliegen; es können aber auch auf grössere oder geringere Entfernung die nächstliegenden Pulpamaschen dicht von Leukocyten erfüllt sein, so dass wir Bilder haben, wie sie in Schleimhäuten sich finden. Solche Unterschiede hängen offenbar davon ab, ob die peripheren Zellen rascher oder weniger rasch weggespült werden und wegwandern. Etwas dichter liegen die Leukocyten hier immer als in der übrigen Pulpa, aber da sie bei guter Erhaltung natürlicher Verhältnisse stark mit rothen Blutscheiben untermischt sind, so fällt diese Zone in der Regel gegenüber ihrer Umgebung nicht durch tiefere Tinktion auf. Die exarterielle künstliche Injektionsmasse reicht auch bei geringeren Druck gewöhnlich bis an die dunkle Schale, (bei vollkommen entwickeltem Keimcentrum) heran. Zu Täuschungen führen nicht injicirte Präparate, die nicht ganz sorgfältig vor Schrumpfung bewahrt sind, und in denen die natürliche Füllung nicht mehr vorhanden ist. Uebrigens kommt eine solche Anhäufung in einer grossen Zahl von Fällen wirklich bei gut conservirten Präparaten vor.

Die Capillaren werde ich weiter unten besprechen.

Es gibt nun aber Fälle, wo die Keimlager sich wesentlich auf Grundlage des Pulpanetzes entwickeln. Auch diese nehmen ihren ersten Ursprung von einer Infiltration der Arterienhülle, aber schon sehr frühe finden wir daneben eine dichte Infiltration des nächstliegenden Maschenwerkes der Pulpa. Auf jeden Fall entsteht das später auftretende Keimcentrum ausserhalb der Hülle. Die Entwickelung ist kurz folgende. Von der einfachen Infiltration der Hülle aus beginnend häufen sich lymphoide Zellen ringsum oder einseitig an der Arterie, vorwiegend in der Pulpa an. Die Zellen liegen im Anfang im ganzen Bezirke locker und gleichmässig vertheilt. Das localisirte, raschere, regere Wachsthum macht sich dann zuerst bemerkbar durch das Auftreten eines dunkleren Fleckes, gewöhnlich in der Mitte des grösseren oder kleineren Feldes der Pulpainfiltration. Dann folgt das Auftreten eines helleren Fleckes im Inneren dieses Feldes (eigentliches Keimcentrum). Mit der Localisation des regeren Wachsthums auf einen Punkt sind auch verschiedene Einflüsse auf das bindegewebige Substrat erkennbar: der dunkle Fleck und dann die dunkle Schale schieben die Pulpamaschen vor sich her und drücken sie flach, bis schliesslich der ganze frühere Raum der locker liegenden lymphoiden Anhäufung in das dichtere Keimcentrum resp. dessen dunkle Schale mit einbezogen ist. Injektionsmasse der offenen Pulparäume findet auch hier ihren Weg bei nicht übermässigem Druck nur bis zu den flachgedrückten Maschen der Peripherie, obschon dieselben ursprünglich Pulpabezirk waren, indem hier die engliegenden Lymphzellen nebst dem zusammengedrängten Netzwerk dem Weiterdringen sich entgegenstellen.

Auf die in den Keimcentren herrschenden Druckverhältnisse ist Flemming in seiner grundlegenden Arbeit eingegangen. Flemming fasst, gestützt auf eingehende Untersuchungen, die Keimcentren als variable Gebilde auf. Er glaubt, dass sie in Lymphkörperanhäufungen, wo auch immer sich diese finden mögen, temporär auftreten, von kleinen Anfängen aus wachsen und sich vergrössern, eventuell wieder verschwinden können. Ich glaube, dass die vorhergehenden Befunde an der Milz des wachsenden Thieres einen Beweis ergeben für die Richtigkeit der von Flemming mit grosser Reserve auf-

gestellten Hypothese von der Entwickelung von Keimcentren in keimcentrenlosen Keimlagern des erwachsenen Thieres. Eine Rückbildung, wie sie Flemming in weiterer Ausführung seiner Hypothese annehmen zu müssen glaubt, wird allerdings schwer als solche erkennbar sein. Wir werden ein in Rückbildung begriffenes Keimcentrum von einem sich entwickelnden Keimcentrum kaum unterscheiden können, es sei denn durch den Mangel an Mitosen. Vielleicht sind auch Keimlager mit einer bedeutenden Hypertrophie des reticulären Gewebes und fast absoluter Abwesenheit von beweglichen Zellen im Inneren der Knötchen, die mir öfter begegneten, hierzu zu rechnen.

Ueber das Gerüstwerk schreibt Flemming:

„Das Reticulum ist im Bereich einer Kugelschale dichter und einigermaassen concentrisch angeordnet, welche Schale dem Orte nach gerade der dichtgedrängten, dunkel tingibeln Grenzzone des Keimcentrums entspricht. Es sind ähnliche Bilder, wie sie z. B. in der Abbildung Kölliker's von dem Grenzreticulum eines Malpighi'schen Milzknötchens gegeben sind. Nur dass hier in den Lymphdrüsen nach aussen von der verdichteten Stelle das Netzwerk wieder ebenso locker wird, wie im Innern. Selbstverständlich sind seine Lücken im Bereich der Schale nur verengert, nicht etwa geschlossen.“ Es vindicirt nun Flemming dem bindegewebigen Gerüstwerk eine physiologische Plasticität, vermöge welcher „das Reticulum im Inneren allmählich gedehnt, in der Peripherie aber, wo es durch die kleinen Tochterzellen stärker verstopft gehalten wird, mehr zusammengedrängt wird; ähnlich würde ja auch, um einen groben Vergleich zu gebrauchen, eine ins lockere Bindegewebe gemachte Einstichinjektion die Fibrillen und Gewebslamellen vor sich hertreiben, zu einem Filz verdichten und sich eine künstliche Schale machen“. In der Ausführung dieser Idee schreibt Flemming weiter: Es muss in den Keimcentren eine Art langsamer, centrifugaler Druckmechanik geben, auf der es beruht, dass die jungen Tochterzellen nach der Peripherie zusammengedrängt und weiter durch die Lücken des Reticulums herausgetrieben werden. Die nächste Ursache hierfür kann man darin suchen, dass eben überhaupt dort im Centrum Zellen sich theilen und dass, wie es überall dabei geschieht, die Tochterzellen auch wachsen und zusammen mehr Masse gewinnen, als die Mutterzelle sie hatte. Dies muss schon an sich zur Folge haben, dass die Zellenmasse sich ganz allmählich centrifugal gegen die Lymphbahn zu hinausdrängt, wobei allerdings die gleich zu besprechenden Verhältnisse eines stärkeren, inneren Transsudationsdruckes, vielleicht auch Auswanderung von Leukocyten des Blutes im Innern eine Rolle spielen.“ Bei der Frage, warum nun aber gerade im Centrum eines Knotens eine rege Zellbildung stattfinde, kommt der von Toldt, Stöhr und ihm selbst beobachtete

regelmässige Befund in Betracht, dass die Capillaren der Sekundärknötchen besonders zur Extravasation disponirt sind. Aus dieser Eigenthümlichkeit glaubt Flemming auf eine besondere lokale Beschaffenheit der Capillaren schliessen zu dürfen, welche eine stärkere, das rege Wachsthum in dem umliegenden Gewebe bedingende Transsudation ermögliche.

Im Uebrigen hält Flemming die Capillaren für ebenso variable Gebilde, wie das reticuläre Maschenwerk. Als Analogon führt er das Capillarsystem von Fettgewebe an.

Die vorstehende Hypothese Flemming's giebt eine solch' treffliche Erklärung für meine vorhergehenden Befunde, dass ich sie einfach statt einer eigenen Beschreibung derselben hier eingeschaltet habe. Ich möchte nur noch beifügen, dass vielleicht auch das Reticulum selbst variabel ist bis zu einem gewissen Grade, gewissermaassen mit der sich ausbreitenden Zellbrut sich ausdehnt, durch Neubildung aber immer wieder sich vervollständigt. Es ist dies eine Annahme, die auch Flemming als möglich hinstellt in seiner neuesten Arbeit, wenn auch nicht gerade als wahrscheinlich.

Es ist erklärlich, dass diese Theorie der Druckmechanik für alle Arten von Keimlagern oder besser gesprochen für alle Keimlager gelten muss, gleichviel in welcher Art von Grundgewebe sie entstehen. Wir werden also hier in der Milz diesen Druck verantwortlich machen können für die Dehnung im Inneren und das Zusammendrängen der Maschen weiter aussen, und zwar nicht nur bei den auf Grundlage der Pulpa, also auf Grund eines vor der Entwickelung des Keimlagers schon bestehenden Gewebes, sondern auch für die, welche auf Grundlage der Bindegewebshülle entstanden sind, also auf Grundlage eines mit dem Keimlager erst entstehenden reticulären Gewebes. Natürlich nimmt bei der zweiten Art auch dasjenige Gewebe Theil, welches noch von der ursprünglichen Hülle abstammt und fibrillär geblieben ist.

Was nun die Capillaren der Keimcentren anbelangt, so glaubt Flemming, dass die zu diesen Centren gehörige Anordnung erst mit ihnen entsteht und eventuell mit ihnen wieder untergeht. Die Entstehung der Capillaren zugleich mit der Bildung der Keimcentren kann man nun direkt erschliessen aus der Betrachtung einer Serie jüngerer Milzen verschiedenen Alters. Ja aus einer beträchtlichen Anzahl Bilder glaubt man — es

ist verführerisch genug schliessen zu sollen, — dass die Capillarentwickelung das primäre ist und dass eben diese den Anstoss zur Bildung eines Keimcentrums ergebe. Dabei ist es ganz gleichgültig, ob die Capillaren von aussen, also von der Pulpa her, oder von der perforirenden Arterie kommen. Es schien mir, als ob bei den nicht abgegrenzten Keimlagern und solchen, die nur eine Pulpahülle als Grenzschicht haben, sich häufiger von aussen eindringende Capillaren finden als bei solchen, die in der Arterienhülle entstanden sind und in derselben liegen.

Anastomosen zwischen den Capillaren finden sich erst in späteren Stadien, wohl erst nach Entstehung eines eigentlichen Keimcentrums, also zu der Zeit, wo das Keimlager sich zu einem selbständigen Gebilde von seinem Mutterboden emancipirt hat. Auf diese Selbständigkeit muss es also wohl zurückgeführt werden, dass wir in Keimlagern zahlreiche Anastomosen finden, nicht aber in der übrigen Pulpa.

Die Richtung derselben, auch der von aussen eindringenden Capillaren ist vorwiegend eine radiäre. Sie werden in dieser Lage am wenigsten durch den centrifugalen Druck in der ungestörten Circulation geschädigt.

Es erübrigt noch, das im Inneren dieser Keimlager vorhandene reticuläre Gewebe zu besprechen. Es ist ohne Weiteres klar, dass auch hier, ähnlich wie in den Lymphknoten, ein Unterschied zwischen dem adenoiden Gewebe der Keimlager und demjenigen der Pulpa, also der Strombahn, gemacht werden konnte, wie dies von verschiedener Seite geschehen ist. Für denjenigen Theil der Keimlager, die nun vorwiegend auf Grund des Pulpagewebes entstanden sind, fällt diese Unterscheidung dahin.

Für den anderen Theil der Keimlager aber, die rein auf Grund der Arterienhülle entstehen, müssen wir entweder eine Umwandlung des fibrillären Gewebes oder eine Substitution resp. Neubildung annehmen. Wie dies geschieht, kann ich nicht sagen. Neuerdings ist von E. Hoyer die Frage discutirt worden, ob wir als Reticulum der Keimlager der Lymphdrüsen ein bindegewebiges, kernloses Fasernetz haben, dem die Zellen nur antapezirt sind, oder ob wir ein Gerüstwerk von sternförmigen Zellen haben, die mit ihren feinen Ausläufern zusammenhängen.

Der Streit ist nicht neu. Es würde zu weit führen, auf alle darauf bezüglichen Angaben einzugehen. Hoyer glaubt sich für das erstere entscheiden zu müssen, auf Grund von Verdauungsversuchen. Ohne nun bezweifeln zu wollen, dass durch die Verdauung auch bei dem Reticulum der Keimlager der Milz die Bilder Hoyer's zu erhalten sind und dass unter Umständen ein lockeres fibrilläres Gewebe sich in das zartere Reticulum des lymphadenoiden Gewebes umwandeln kann und umgekehrt, darf ich ihm doch für die Milz nicht beipflichten. Es scheint mir nämlich nicht genügend erwiesen, dass dem von Hoyer angewandten Trypsin oder Pankreasauszug die spezifische Wirkung zukommt, nur die auskleidenden Zellen zu verdauen, die Kerne der freien Bindegewebszellen aber und das umgebende Protoplasma intakt zu lassen, sofern letzteres allmählich in modificirte Stützsubstanzen übergeht. Ist also durch Verdauung ein Netzwerk zu erhalten, das nirgends mehr Kerne und jugendliches Protoplasma aufweist, so kann es sich doch möglicherweise auch hier um ein kernhaltiges Reticulum gehandelt haben, von welchem die Kerne und junge protoplasmatische Theile wegverdaut sind.

Ich fasse wirklich beides, das durch Verdauung zu erhaltende Gerüst nebst den wegverdauten Theilen als ein intra vitam zusammengehöriges, untrennbares Ganzes auf, da ich auch durch Silberbehandlung keine Kittgrenzen nachweisen konnte. Ich verweise übrigens auf den alten Streit über diese Verhältnisse. (Reichert — Donders — Henle — Kölliker.) Auf eine neuere Arbeit Oppel's über vergoldete Gitterwerke der Milz will ich an dieser Stelle nur hinweisen. Es scheinen mir seine Resultate ganz gut neben den meinen gelten zu können.

So viel scheint mir sicher, dass man in jüngeren Entwickelungsstadien ein kernreicheres, in älteren ein kernärmeres, aber nie ein kernloses Gewebe als Netzwerk findet, dass ferner die Maschen im Inneren, also im Keimcentrum, weiter und gedehnt sind, während sie in der dunkeln Schale von innen nach aussen flach gedrückt erscheinen. Das Gewebe selbst ist durchaus ähnlich dem der Pulpa, erscheint aber grösstentheils etwas zarter, succulenter. Theilungsstadien dieser Zellen habe ich selten beobachtet, und dann gewöhnlich in den Keimcentren. Es stellen diese wohl den durch die Dehnung der Maschen und ihre Ver-

schiebung nach aussen bedingten Nachwuchs des Reticulums dar. Insofern dieser Nachwuchs nicht überall ausreicht, muss es zur Verlängerung und Auffaserung der Reticulum-Lamellen und Balken kommen, wobei über weitere Strecken weg und auch oft an Theilungsstellen resp. Knotenpunkten der Balken Kerne fehlen.

Saftlücken und Lymphgefässe der Keimlager.

Flemming erklärt den hellen Fleck in den Keimcentren einfach durch die bedeutendere Grösse der im Inneren gelegenen Zellen. Indem insbesondere der Zellenleib grösser ist, rücken die Kerne weiter auseinander, als dies in der dunklen Zone, der jüngeren und kleineren Zellen der Fall ist. Dass ein solcher Unterschied besteht, ist richtig. Aber die grössere Helligkeit erscheint mir nicht allein hierdurch bedingt, vielmehr kommt auch noch eine stärkere Durchtränkung der Centren mit Flüssigkeit in Betracht, indem durchweg die im Inneren liegenden Zellen durch grössere, manchmal sogar die Hälfte des Zelldurchmessers betragende Zwischenräume getrennt liegen. Es zeigt sich dies auch an Celloidinschnitten, wo ein Ausfallen der Zellen ausgeschlossen werden konnte.

Es muss nun noch einiger rundlicher oder gestreckter Hohlräume Erwähnung geschehen, die sich sehr oft in Keimlagern und Keimcentren finden. Es sind dies die gleichen Bildungen, die W. Müller auffielen bei Schaf und Kaninchen, und die er für diejenigen Bildungen hielt, welche His von den Lymphdrüsenfollikeln des Ochsen als „Vacuolen" beschrieb. Es liegt hier ein Missverständniss Müller's vor. Flemming ist der Meinung, dass seine Keimcentren, also makroskopische Gebilde den His'schen Vacuolen entsprechen, Müller aber bezeichnet als Vacuolen mikroskopische, zellenfreie, mit Flüssigkeit gefüllte Hohlräume, die zahlreich im Innern der Keimlager vorhanden sind. Sie sollen im Keimcentrum oder in dessen dunkler Schale liegen. Manchmal glaubt man eine Abgrenzung durch eine Membran mit kleinen, in der Wandung liegenden Kernen zu sehen. Die Kerne sind dann denen des Gerüstwerkes gleichgestaltet. Obwohl diese Bilder einer wirklichen Endothelwandung gleichsehen, glaube ich doch, dass wir es nur mit einer gedehnten, zellenleeren Gerüstlücke zu thun haben, die mit dem

übrigen Lückensystem und eventuell mit anderen derartigen erweiterten Lücken in Verbindung steht. Durch starke Flüssigkeitsfüllung können sehr wohl Gewebstheile des Gerüstes eine Strecke weit plattgedrückt sein. — Prof. Strasser machte mich darauf aufmerksam, dass in den Keimlagern die Masse der Zellen oft strangartig angeordnet scheine, und dass die dazwischenliegenden gangartigen Lücken vielleicht bleibende oder vorübergehende Rinnsale, bevorzugte Abflusswege für die Lymphe dieses Lückensystems darstellen, und so funktionell etwa dem System der Lymphsinus gleichwerthig seien. Jedenfalls würden nur die Hohlräume der Pulpa als Fortsetzung dieser Lymphkanäle aufzufassen sein; denn besondere Lymphgefässe der Pulpa fand ich nicht, ebensowenig Lymphwege, die aus den Keimlagern, etwa den Arterien entlang, zum Hilus zurückführen, abgesehen von der Spitzmaus (siehe unten). Es muss nun hervorgehoben werden, dass, wie in der Peripherie der Keimlager den Elementen der Lymphe allseitig sehr zahlreiche Wege in die Pulpa offen stehen, sich eben sowohl auch gelegentlich, wenn auch bedeutend seltener, vorübergehend besonders bevorzugte Abflussrinnsale bilden könnten, und dass ebenso auch im Inneren eventuell der Abfluss an circumscripten Stellen leichter zu Stande kommt.

Es ist in der Litteratur ein Fall von Axel Key erwähnt, in welchem ein aus einem Malpighi'schen Knötchen austretendes, prall mit Lymphkörperchen gefülltes, zur Pulpa gehendes Gefäss beobachtet wurde. Obgleich ich ein derartiges Bild nicht zu Gesicht bekam, so kann ich mir doch ganz gut denken, dass einer der von mir im Inneren der Keimlager oft gesehenen, strangartigen Pfröpfe oder Lymphmassen sich in toto durch eine günstige Grenzmaschenstelle durchgearbeitet habe, statt dass dessen einzelne Bestandtheile, Stück für Stück, sich durchzupressen versuchten.

Wenn nun etwas an den lymphadenoiden Gewebsherden vorübergehender Natur ist, so ist es das Vorhandensein solcher über gewisse Strecken hin besser ausgegrabener Lymphwege oder Rinnsale. Haben wir ja doch — und damit vertrete ich auch die Anschauungen meines verehrten Lehrers — in den Keimcentren die Baumeister gleichsam vor uns, welche der ausspülenden und aushöhlenden Wirkung des Flüssigkeitsstromes ent-

gegenarbeiten, indem sie stets neues Material von Zellen in die Lücken schieben und wohl auch eine Verdichtung des ausgeweiteten Reticulums wieder zu Wege bringen.

Die Bildung eines Endothels an der Wand der in Rede stehenden Gänge kann sehr leicht vorgetäuscht werden. Wurde doch auch die Grenzmaschenschicht der Keimlager von verschiedenen Seiten für Venenendothel gehalten! Uebrigens haben wir derlei nur mit Flüssigkeit gefüllte Räume in sehr vielen lymphoiden Bildungen der verschiedensten Thiere. Ich muss nur bemerken, dass ich eigentlich nie einen längeren Strang dieser Hohlräume gesehen habe, was zwar schliesslich einen nicht wundern könnte, da z. B. ja auch die wirklich geschlossenen Lymphgefässe vorwiegend in Schlangenlinien verlaufen.

Mit Capillaren sind diese Gänge keinenfalls zu verwechseln, da ihr Lumen das Dreifache desjenigen der Blutcapillaren ausmacht. Venen sind es nicht.

Ich komme nun auf einen weiteren Befund zu sprechen, nämlich auf den von wirklichen Lymphgefässen in den Keimlagern. In den Keimlagern keiner der untersuchten Thierarten mit Ausnahme der Spitzmaus habe ich irgend ein Gebilde getroffen, das als Lymphgefäss angesprochen werden konnte. Bei dieser einen Art aber fand ich Lymphgefässe der Keimlager in solcher Deutlichkeit, dass sie am tingirten Präparate bei den schwächsten Vergrösserungen sogar mit Seibert's Obj. I Ocular 0 sichtbar waren. Obwohl ich in vorliegender Abhandlung nur die Untersuchungen der Katzenmilz als etwas Abgeschlossenes geben kann, glaube ich dennoch der Vervollständigung des Verständnisses der Keimlager halber auf diesen Befund bei der Spitzmaus näher eingehen zu sollen. Man kann die Milz der Spitzmaus zu denjenigen mit sogenannter weisser Pulpa rechnen, da die Keimlager einen sehr grossen Bruchtheil des ganzen Organes bilden. Wir bemerken bei der Betrachtung der frischen ganzen Milz 12—20 kleine, rundliche, von einem Bluthof umgebene Bildungen, die sich deutlich von der übrigen Masse abheben. Sie erweisen sich bei mikroskopischer Untersuchung als scharf gegen die Pulpa abgegrenzte Keimlager, die perlschnurartig an der Arterie aufgereiht sind. Die periphersten, d. h. am weitesten stromabwärts liegenden sind die kleinsten. Im Verhältniss zu der Kleinheit des Thieres haben die Keimlager eine

enorme Grösse. Aus diesen Keimlagern sah ich nun deutliche Lymphgefässe sich entwickeln. Ein so eigenthümlicher Befund erforderte eine genaue Controle.

Ich habe desshalb durch die ganze Milz dieses Thieres Serien von 7 mal 80 Schnitten angelegt und erhielt nur in wenigen Keimlagern keine Lymphgefässe. Man betrachte die Abbildungen Tafel XXV. Diese Lymphgefässe waren in der Mehrzahl dicht gefüllt mit Leukocyten, zum kleinen Theile leer. Man sah in allen Fällen eine deutliche, doppelt contourirte Wand, mit inliegenden, gegen das Lumen wenig vorstehenden Kernen. Serienschnitte durch eine zweite und dritte Milz derselben Thiergattung ergaben das gleiche Resultat, mit dem Unterschiede, dass in der zweiten Milz die Lymphgefässe absolut leer, in der dritten wieder prall mit Leukocyten, und nur mit solchen gefüllt waren. In den Schnittserien konnte ich ferner diese Lymphgefässe bis in den Milzstiel verfolgen. Fig. 4, Taf. XXV gibt einen Querschnitt durch die Milz mit der naturgetreuen (nicht schematischen) Vertheilung von Arterien, Lymphgefässen und Venen. Fig. 5 stellt einen Querschnitt durch den Milzstiel allein dar. Die Lymphgefässe stehen in dem gleichen Grössenverhältnisse, wie die Arterien der Keimlager, etwa so, dass sie an den am weitesten vom Hilus entfernt liegenden Keimlagern am kleinsten sind, und grösser werden mit der Arterie. Die Arterien der Keimlager gehen nicht vollständig durch Theilung in denselben auf, sondern setzen jenseits ihren Weg noch weiter fort über das letzte Keimlager der Perlschnurreihe hinaus, verlieren aber an Weite wesentlich durch reichliche Abgabe von Capillaren für die Keimlager, so dass man sie dennoch vorwiegend als Ernährungsgefässe für die Keimlager auffassen darf. Die Lymphgefässe laufen, nachdem sie die Keimlager verlassen haben, hiluswärts den Arterien entlang. Sie sind am Anfang öfter mehrfach angelegt, umspinnen die Arterie und verschmelzen schliesslich zu einem mehr oder weniger gewunden verlaufenden Hauptstämmchen.

Dass es sich hier unzweifelhaft um Lymphgefässe handelt, ist ersichtlich aus der Füllung mit Lymphkörperchen. In zwei Fällen waren die Gefässe so prall gefüllt, dass sie gegen das lichtere Centrum der Keimlager schon bei schwacher Vergrösserung als tief dunkle Streifen abstachen (Fig. 1 bis 3). Dass

es sich nicht um Venen handelte, ging vor allem auch aus dem Umstand hervor, dass wir Venen in genügender Zahl und Grösse ausserhalb der Keimlager in der Pulpa finden. Und zwar waren diese Venen, besonders in einem Falle, deutlich mit rothen Blutscheiben und ganz wenig Leukocyten gefüllt. Da sich im Uebrigen die Spitzmausmilz mit Ausnahme der Grössenverhältnisse der einzelnen Theile zu einander absolut gleichgestaltet zeigt, wie die Milzen der übrigen Säugethiere, so erscheint es ausserdem schon an und für sich als unwahrscheinlich, dass hier Venen in den Keimlagern selbst vorhanden sein sollten.

Ein Lymphabfluss aus den Keimlagern muss ja überall angenommen werden; das Eigenthümliche für die Spitzmaus wäre nur, dass er nicht ausschliesslich durch die Pulpa nach den Milzvenen hin sich effectuirt, sondern, zum Theil wenigstens, in der gleichen Weise, wie in anderen Organen, nämlich in Lymphbahnen, die erst weit ausserhalb des Organes in die Blutbahn wieder einmünden, unter Umgehung der Pulpalücken.

Wie diese Lymphgefässe in den Keimlagern der Spitzmausmilz beginnen, kann ich nicht mit Sicherheit sagen. Es schien mir, dass sie etwa ähnlich wie die Venen der Milz, „mit durchbrochener Wandung“ beginnen, aber in den Lymphlücken der Keimlager und nicht im Lückensystem der Pulpa.

Capillarhülsen oder Capillarscheiden.

Wir finden nun an den Gefässen der arteriellen Strombahn noch eine zweite eigenthümliche Bildung, die schon mehrfach erwähnten Capillarhülsen. Schweigger-Seidel entdeckte sie bei den Säugethieren und gab ihnen diesen Namen. Bei den Vögeln hatte Billroth dieselben Bildungen schon vor ihm gesehen. Später beschreibt sie auch Kyber.

Es finden sich diese durch ihre viel geringere Grösse als diejenigen der Keimlager auffallenden Bildungen sowohl an den peripheren Enden der Arterien, die durch ein oder mehrere Keimlager gegangen sind, als auch an kurzen Seitenzweigchen, welche von der Arterie abgehen, noch bevor dieselbe in ein Keimlager gelangt. Besonders schön zeigte sich erstere Art des Vorkommens in einer 3 Wochen alten Katzenmilz und beim Ochsen.

Die Arterie theilt sich kurz nach dem Austritt aus dem Keimlager. Wir finden dann bei beiden Thierarten im Schnitte gewöhnlich drei zu einem Büschel gruppirte, stark geschlängelte Theiläste. An jedem der Zweigchen hängt wie eine Beere eine Hülse. Meistentheils hat das Gefäss bis zur Hülse den Charakter der Arterie, um in der Hülse zur Capillare zu werden. Die Adventitia geht unmittelbar in das Gewebe der Capillarhülse über. Die Zweigchen, an denen die Hülsen sich befinden, sind in jungen Milzen ganz kurz, werden aber in älteren bedeutend länger. Die Hülsen, die in jungen Milzen oft hart beisammen (und auch in der Nähe der Keimlager) liegen, kommen dadurch weit auseinander zu liegen.

Es muss hier gleich hervorgehoben werden, dass wenigstens in der erwachsenen Milz bei weitem nicht alle Capillaren mit Hülsen versehen sind. — Ferner besteht eine gewisse Wechselbeziehung zwischen der Ausdehnung der Keimlager, entlang den Arterien, gegen die Arterienenden hin und dem Vorhandensein von Capillarhülsen, in dem gerade da die Capillarhülsen fehlen, wo das lymphadenoide Gewebe sich weiter gegen die arteriellen Enden hin verfolgen lässt. Wenn demnach Klein an einer Stelle sagt:

> „Nicht alle arteriellen Zweige werden von Malpighi'schen Körperchen eingehüllt; denn einige wenige feine arterielle Aeste münden direkt in die Hohlräume der Pulpagrundsubstanz und sind von einem eigenthümlichen reticulären oder concentrisch angeordneten (nicht adenoidem) Gewebe umgeben. Dies sind die „Capillarhülsen von Schweigger-Seidel."

und an einem anderen Ort ebenfalls von der Milz im Allgemeinen behauptet, dass die Scheiden von adenoidem Gewebe (unsere Keimlager) sich bis zu den arteriellen Enden verfolgen lassen, so kann dies nicht richtig sein. Entweder hatte Klein die Verhältnisse beim Menschen im Auge: dann ist zwar die Schilderung der Keimlager zutreffend, aber die Angabe über die Capillarhülsen (s. weiter unten) unrichtig, oder er spricht von hülsenhaltigen Thiermilzen: dann ist zwar die Angabe über die Capillarhülsen zutreffend, aber es muss bestritten werden, dass die Keimlager sich bis an die arteriellen Enden verfolgen lassen.

Ich führe nun zunächst die ersten Litteraturangaben betreffs Vorkommen und Gestalt der Capillarhülsen

an. Ihrer Entdeckung bei den Vögeln durch Billroth ist bereits Erwähnung geschehen. Genauer auf sie ging zuerst Schweigger-Seidel ein.

Er sah beim Schwein in der Milzpulpa „kleine birnförmige, oder mehr elliptische Körperchen liegen". Bei Essigsäurezusatz zeigen die Bindegewebskerne an Querschnitten eine, allerdings nicht sehr ausgesprochene, concentrische Lagerung. Diese Capillarhülsen bestehen aus einem ziemlich dichten, aber zarten Gewebe, welches sich nur durch starke Vergrösserung in ein sehr feines Netzwerk auflösen lässt. Werden die Capillarhülsen quer durchschnitten, so erhalten wir rundliche Scheiben, in deren Mitte ein Centralgefäss erkannt wird; es zeigen sich aber bei genauer Betrachtung öfter mehrere einfache Lücken in dem Gewebe der Hülse, wonach man sich der Ansicht hingeben kann, dass mehrere Kanälchen in der Capillarhülse verlaufen. Allem Anscheine nach gehe die Adventitia unmittelbar in die Capillarhülse über. Aehnliche Bildungen sollen sich finden bei Hund, Katze und andeutungsweise Kalb. Auch beim Menschen hat S.-S. dieselben in einem Falle als ziemlich gleichmässige „Erweiterungen" der arteriellen Gefässe gesehen (s. dessen Fig. 4). Hier erhielt S.-S. Austritt der Injektionsmasse in die Hülse. Sind die Hülsen nicht gefüllt, so sind sie schwer vom umliegenden Gewebe zu unterscheiden. Am ähnlichsten meinen eigenen, weiter unten angegebenen Befunden vom menschlichen Embryo ist seine Figur IV, 3, während ich mir von den Bildern VI, 1 und 2 keine rechte Vorstellung machen kann. S.-S. bezieht auf seine Befunde auch eine Angabe Axel-Key's: „Unmittelbar bevor die Arterien sich so in Capillarzweige auflösen, tragen sie oft eine kleine Erweiterung. Gerade an diesen Stellen entstehen bei Injektion von den Arterien aus so leicht Extravasationen." S.-S. glaubt annehmen zu müssen, dass der Innenraum der Capillarhülsen bei allen Arten mit dem Capillarlumen in irgend einer Communication steht. Die körnigen Injektionsmassentheile sollen dabei aber im Gefässe liegen bleiben und nur die dünneren sollen austreten. Dass diese Bildungen vor ihm nicht beschrieben wurden, erklärt sich S.-S. daraus, dass dieselben mit sich bildenden Malpighi'schen Körperchen verwechselt wurden. Stellt sie doch auch Billroth, ihr Entdecker bei den Vögeln, den Malpighi'schen Körperchen wenigstens funktionell gleich.

Diese Hülsen kommen, wie wir hervorgehoben haben, nicht allen Capillaren zu.

W. Müller, der sich nach Schweigger-Seidel genauer mit dieser Frage beschäftigt hat, constatirt ihr Vorkommen beim Schwein, Hund, Igel und bei der Katze.

„Bei diesen Thieren ist ein Theil der (arteriellen) Endzweige von denselben kapselförmigen Auftreibungen der Adventitia umhüllt, welche in grosser Ausdehnung bei den Vögeln als Capillarscheiden sich finden. Beim gefärbten Präparate heben sich diese wie die Malpighi'schen Körperchen ab.“ Kurz vor oder an der Eintrittsstelle nehmen die arteriellen Gefässe den eigentlichen Charakter von Capillaren an. Sie verschmälern sich während des Verlaufes durch die Scheide durch Abgabe eines oder mehrerer zarter Seitenzweige. Ihre Wand ist nahe dem Eintritt ziemlich zart, aber deutlich abgegrenzt, homogen, etwas glänzend mit inliegenden alternirenden Längskernen. Im weiteren Verlauf wird sie beträchtlich zarter, so dass sie von der Umgebung oft kaum zu unterscheiden ist, und zugleich kernreicher; die Kerne liegen bisweilen dicht aneinandergereiht und sind von geringerer Grösse als nahe der Eintrittsstelle. Die umhüllende Substanz ist sehr weich und zähe, schwach lichtbrechend, äusserst feinkörnig, an der Grenze undeutlich streifig und hier und da von sehr blassen, fein granulirten Fasern durchsetzt. Sie enthält sehr blasse, zarte bläschenförmige Kerne. An den Rändern ist die Gestalt der Kerne elliptisch, sie bilden mit den spärlichen hier liegenden Fibrillen eine lockere unvollkommene Begrenzung, von der feine Fasern zur Umgebung ausstrahlen. Am Injektionspräparat findet nicht selten ein Austritt von Injektionsmasse durch die zarte Capillarwand hindurch in das Innere der Scheide statt, wo dieselbe entweder diffus sich verbreitet oder in Form eines unregelmässigen Netzes sich vorfindet. Die nicht mit diesen Hülsen ausgestatteten Capillaren haben ebenfalls eine, aber viel weniger mächtige Adventitia. Bisweilen ist diese Adventitia viel stärker entwickelt und zugleich in ihrem Bau etwas modificirt. Sie besteht an diesen Stellen entweder aus deutlichen Bindegewebsfibrillen, oder die deutlichen Bindegewebszüge treten mehr zurück und beschränken sich auf die peripheren Lagen, während die inneren entweder aus dicht gehäuften, spindelförmigen, längs verlaufenden Zellen oder aus einer fein granulirten, hier und da von feinen, netzförmig verbundenen Fibrillen durchsetzten Zwischensubstanz bestehen. Im letzteren Falle bietet die Adventitia oft eine grosse Aehnlichkeit mit echten Capillarscheiden. Müller traf solche zu unvollkommenen Scheiden entwickelte Adventitien bei der Katze, wo sie neben wirklichen Capillarscheiden sich vorfanden. Diese letzteren Bildungen fand er beim Menschen, wesshalb er schliesst, dass eben diese Bildungen von Schweigger-Seidel als wirkliche Capillarhülsen aufgefasst worden sind. Ferner fand er Andeutungen solcher Bildungen bei Maul-

wurf und Kaninchen. Er glaubt, dass sich auch wirklich Uebergänge zwischen diesen Scheiden und eigentlichen Capillarhüllen finden lassen. An den mit wirklichen Scheiden versehenen Capillaren erfolgt nach W. Müller der Uebergang in die Pulpa an der Grenze der Hülse oder jenseits derselben, bei den übrigen Capillaren erst nach Auffaserung der Adventitia. Dies ist, was W. Müller über die Capillarscheiden der Säugethiermilz sagt. Zu bemerken ist noch, dass er diese Hülsen ausser bei Säugern und Vögeln auch bei Fischen und Reptilien und zwar in netzartiger Form gesehen und beschrieben hat. Mit Rücksicht auf die Frage des Austrittes der Injektionsmasse in die Hülsen muss ich auch seine ausführlichen Angaben über die Capillarscheiden der Vogelmilzen zur Betrachtung heranziehen. Form, Grösse und Bau dieser Scheiden sind bei allen Vögeln annähernd die gleichen. Zu innerst in der ellipsoiden Scheide liegt ein Capillargefäss, aussen eine dichtere, begrenzende Faserlage. Beide sind verbunden durch ein Netzwerk mit Kernen an den Knotenpunkten, dessen Räume mit Lymphkörperchen infiltrirt sind. Das Capillargefäss zeigt häufig einen vom gewöhnlichen Verhalten abweichenden Bau. Meist verliert dasselbe innerhalb der Scheide die scharfe Contourirung. Die vorher mehr elliptischen (etwas prominirenden) Kerne werden rundlicher, die Zwischensubstanz fein granulirt. Das Gefäss kann sich innerhalb der Scheide auch in zwei bis drei Aestchen theilen. Abweichend von dem eben genannten Verhalten kann das Gefäss aber auch noch mit scharfer doppelter Contour aus der Scheide treten, um dann aber rasch doppelten Contour und elliptische Kerne zu verlieren und mehr rundliche Kernformen aufzuweisen, die von einer zarten Zwischensubstanz zusammengehalten werden. Bei einer jungen Schleiereule fand Müller statt Lymphkörperchen rothe Blutzellen in den Maschenräumen. Bei erwachsenen Thieren (Vögeln) können modificirte Pulpaschichten in der Umgebung der Hülsen constatirt werden, ein Befund, der sich annähernd mit demjenigen an der Schildkrötenmilz deckt. Es handelt sich erstens um eine lockere Schicht, die mit dem Umhüllungsraum der Lymphdrüsenfollikel Aehnlichkeit hat, und zweitens um eine nach aussen darauf folgende dichtere Schicht, in der Netz und Zellen dichter liegen als in der umgebenden Pulpa. Diese Schichten enthalten nur spärliche rothe Blutkörperchen. Bei jüngeren Thieren werde diese Unterscheidung schwieriger, weil beide Schichten von Blut durchströmt seien. Aber auch bei erwachsenen Thieren sollen sich wechselnde Befunde ergeben, indem z. B. die dichtere Umhüllungsschicht das eine Mal kaum angedeutet war, das andere Mal beide Schichten, wie bei jugendlichen Thieren, von Blut durchströmt waren, so dass es nicht mehr möglich war, eine scharfe Grenze gegenüber der Pulpa zu ziehen. Was die künstliche Injektion betrifft, so führe diese leicht zu Extravasation in diese Hülsen. Leichter zu verhüten seien diese Extravasationen bei jungen Thieren. Das Extravasat bilde ein unregelmässiges Netz. In allen Fällen bilde die begrenzende Faserlage ein Hinderniss für das Durchtreten der Injektionsmasse in die Pulpa.

Eigener Befund.

Diese soeben angeführten Beschreibungen geben ein ziemlich deutliches Bild der Capillarhülsen. Insbesondere die Beschreibungen von den Hülsen der Säugethiere decken sich vollkommen mit meinen eigenen Befunden aus der Milz der Katze. Nur können und müssen noch Unterschiede je nach den verschiedenen Entwickelungs- resp. Altersstufen des Thieres gemacht werden. Während wir nämlich z. B. bei ganz jungen (auch bei schon geborenen) Kätzchen ein mehr zusammenhängendes homogenes Gewebe in diesen Capillarhülsen vor uns haben, und höchstens an der Peripherie eine mehr oder weniger ausgesprochene faserige Lage treffen, welche die Hülse gegenüber der Pulpa abgrenzt, finden wir bei älteren Thieren statt dessen sehr oft im Bereich der ganzen Hülse ein deutlich ausgesprochenes Netz, welches continuirlich in dasjenige der Pulpa übergeht und sich in manchen Fällen nur noch durch die grössere Dicke der Netzbalken und durch engere Maschen von demjenigen der Pulpa unterscheidet. Es sind diese Unterschiede ersichtlich aus den Abbildungen auf Tafel XXVI, 3—7 (Fig. 1 und 2 stellen schematische Querschnittte dar durch die Milz eines etwa 14 tägigen Kätzchens. Sie sind beigegeben, um die Grössenverhältnisse der Hülsen gegenüber den Keimcentren und ihre Vertheilung zu zeigen.) Die 4 ersten Bilder zeigen Capillarhülsen aus der Milz eines embryonalen Kätzchens von etwa 15 cm Länge. Wir sehen hier im Längsschnitt eine ellipsoide, im Querschnitt eine runde, feinkörnige, kernhaltige Substanzpartie um eine Capillare angeordnet. Bei vielen Capillarhülsen dieser Milz erschien dieser ganze Bezirk mehr gleichartig, fast strukturlos mit regelloser Lagerung der Kerne. Bei manchen zeigte sich die Andeutung einer concentrischen Lagerung der Kerne und Grundsubstanz. In anderen Fällen wieder sah man Spuren von Lücken als Andeutungen der späteren Netzmaschen, und wieder in anderen ein schon ziemlich deutliches Netzwerk. Diese verschiedenen Bilder können alle in der gleichen Milz sich finden. Es kann trotzdem nicht bestritten werden, dass vielleicht bei vollkommen gelungener Conservirung und Tinktion sich an allen Capillarhülsen ein Netzcharakter würde nachweisen lassen. Es stammen eben gerade meine jüngsten Stadien aus Alkoholpräparaten. Es wird in diesen sehr leicht die Andeutung eines Netzwerkes durch die körnige Gerinnung

des Gewebes in Alkohol verdeckt. Ueberhaupt gehört bei der grossen Zartheit dieser Bildungen eine sehr gute Technik dazu, um nur einigermaassen klare und schöne Bilder zu erhalten. Am besten diente noch Chromkali-Conservirung und nachfolgende Färbung des Fadenwerkes dieser Hülsen mit neutralem Carmin. Bei Behandlung mit Chromsalzen erscheint das Gewebe der Hülse mehr homogen, während bei Säurebehandlung (Kernfixationsmitteln) eine Capillarhülse häufig nur wie ein Körnchenhaufen aussieht.

Betrachten wir im Gegensatz zu den genannten Bildern nun Figur 7, eine Capillarhülse einer ausgewachsenen Katze, so finden wir kaum mehr eine Aehnlichkeit mit den genannten. Es ergiebt sich, dass die Capillarhülse nur noch aus einem Netzwerk besteht, dem an den verbreiterten Stellen Kerne eingelagert sind. Etwas massiger ist das Netz in der Umgebung des Gefässes, nach aussen aber haben wir einen fast unmerklichen Uebergang in das reticuläre Gewebe der Pulpa. So erscheint also das Lückenwerk dieser Capillarhülse in continuirlicher Verbindung mit demjenigen der Pulpa. Ein Hauptunterschied ergiebt sich in Beziehung auf das centrale Gefäss. Wir haben eine massivere deutliche, doppelt contourirte Wandung mit viel spärlicheren Intimakernen, als in den analogen Gefässen jüngerer Individuen. Theilweise würde sich dieser Unterschied daraus erklären, dass embryonale (resp. neugebildete) Capillaren überhaupt zarter gestaltet sind, als solche ausgewachsener Individuen. Ich glaube jedoch, dass wir den wirklichen Grund des Unterschiedes darin suchen müssen, dass die Capillare sich zur Arterie umzubilden im Begriffe steht. Es spricht dafür neben anderem hauptsächlich der Befund von einzelnen (quergestellten) Muskelkernen innerhalb der Hülse. Es findet sich ein solcher auch in der Abbildung (Fig. 7). Wie schon erwähnt, haben wir bei jüngeren Thieren die Muskulatur nur bis an diese Hülse heranreichen sehen.

Beginnen wir nun mit der genauen Beschreibung der hülsenhaltigen Capillaren bei jungen Thieren. Schon bei Müller findet sich die Angabe, dass dieselben öfter innerhalb der Hülsen enorm zart gestaltet sind, und dass ihre Wand nach aussen nicht scharf begrenzt ist. Dies ist nun wirklich so bei jüngeren Individuen, während bei älteren Thieren die Wand relativ deutlich ist. Bei jüngeren Thieren ist, wie auch aus den Abbildungen

hervorgeht, die äussere Wand in der Mehrzahl der Fälle so wenig kenntlich, dass die Capillaren nur als einfache Spalten oder röhrchenähnliche, in die Capillarhülse eingegrabene Kanäle erscheinen. Dass diese Röhrchen ein Endothel haben, kann und muss man aus den reichlichen, in das Lumen prominirenden Kernen schliessen. Die Prominenz der Kerne ist sehr auffallend. Wir haben in Querschnitten sehr oft das Lumen einer Capillare durch einen in das Innere ragenden Kern bis auf ein Viertel des Durchmessers eingeengt. Es ist dies besonders deutlich in Fig. 6 und Fig. 3. In letzterem Bilde bleibt bei den stark vorspringenden, alternirenden Kernen als freier Weg nur eine Zickzacklinie. Es ist hieraus ohne Weiteres verständlich, wie man auf die Meinung kommen konnte, dass man es hier vielleicht mit einer Art Filter zu thun habe; in dem Sinne nämlich, dass durch diese Verengerung der Blutbahn eine Verlangsamung des Ab- resp. Durchflusses der corpusculären Elemente des Blutes gegeben sei, während die ungeformten Bestandtheile ungehindert weiter fliessen können. Ohne dass ich die Möglichkeit einer solchen Filtration leugnen kann, bin ich doch nicht in der Lage, eine solche als wahrscheinlich anzunehmen, vorwiegend deshalb nicht, weil ich auf Grund später noch zu besprechender Befunde annehmen muss, dass das enge Lumen der genannten Gefässe auf einer postmortalen Collabirung und Faltenlegung der Wand beruht.

Dies bezieht sich alles natürlich nicht nur auf die eine in der Mehrzahl der Fälle vorliegende, centrale Capillare, sondern auch auf die aus dieser in der Hülse selbst abzweigenden Nebenästchen. Ich will alle diese mit Endothel ausgekleideten Capillaren der Hülse ein für alle Mal als Hauptbahnen bezeichnen. Es finden sich aber neben diesen sehr oft noch deutliche, vom Hauptlumen sich abzweigende Kanälchen, die sich in dem Gewebe der Hülse verlieren (s. Fig. 5 und 3), und denen, wie aus Fig. 5 ersichtlich ist, die Endothelkerne fehlen. Sollten Kerne doch vorhanden sein, und gerade am Schnitt über eine grössere Strecke weg nicht getroffen sein, so wäre dies möglich, aber es ist nicht wahrscheinlich, weil grade die Wandungen der Hauptbahnen in den Hülsen sehr kernreich sind. Man könnte ferner annehmen, dass es sich vielleicht um sich bildende Capillaren handle. Die Bildung der Capillaren konnte dann kaum nach dem gewöhnlichen Schema erfolgen, wo gerade ein reichliches

Auftreten von Kernen zu erwarten ist. Für die Mehrzahl der Fälle glaube ich jedenfalls eine besondere Art von Kanälen annehmen zu müssen, die von der Capillare in das Maschenwerk der Hülse führen, das wiederum mit demjenigen der Pulpa in Verbindung steht. Wieweit sie Endothel haben, kann ich nicht angeben. Ich neige mich eher zu der Ansicht, dass sie kein solches besitzen und ihren Anfang einfach als Lücken zwischen dem Endothel der Capillaren nehmen. Ich konnte auch mit Serienschnitten die Frage nicht entscheiden, da mir nicht möglich war, in jüngeren Milzen, und vorwiegend diese kommen für die Nebenbahnen in Betracht, über eine längere Reihe von Schnitten weg immer wieder die gleiche Hülse zu finden, wegen ihrer Kleinheit und der Reichlichkeit, mit der sie in den Schnitten liegen. Silberimprägnationen könnten hier zum Ziele führen; sie missglückten mir aber durchweg. Ich komme auf diese Verhältnisse noch besonders zu sprechen.

Ausser diesen feinen Kanälen sieht man nun drittens gewöhnlich noch viel breitere Lücken (Fig. 3), Stellen, die den späteren Hohlräumen in dem Netzwerke der Capillarhülsen älterer Thiere entsprechen. Eine direkte Communication dieser grösseren Lücken mit der Blutbahn war nicht nachweisbar; gewöhnlich liegen sie auch etwas seitab von dieser. Immerhin ist es möglich und wahrscheinlich, dass diese Lücken mit den genannten Nebenbahnen in Verbindung stehen. Für diesen Fall wäre also anzunehmen, dass der Uebergang der Blutbahn der Capillarhülsen in ein offenes Netzgewebe schon in diesen Hülsen sich vollzieht. Es würde hiefür der gar nicht seltene Befund sprechen, dass die Capillarhülsen dicht mit rothen Bluttheilen gefüllt sind. Ich erinnere in dieser Beziehung vor allem an den Befund Müllers bei einer jungen Schleiereule. Ich selbst fand eine starke Blutfüllung vorwiegend bei Thieren, denen ich nach der Tödtung (durch Chloroform) die Milz nicht sofort exstirpirte, sondern in situ bei eröffneter Bauchhöhle der Conservirungsflüssigkeit eine Zeit lang aussetzte. Jedenfalls scheint mir durch diese Behandlung erwiesen, dass unter normalen Verhältnissen eine Blutfüllung der Capillarhülsen vorkommen kann. Es waren aber gerade bei diesen Milzen die rothen Blutkörperchen so dicht gelagert und die sämmtlichen Bahnen des Blutstromes derartig gedehnt, dass ich nicht im Stande war, eine sichere Angabe über

die vom Blut benutzten Communicationswege zu machen. Ich konnte zwar die Capillaren der Hülse noch über diese hinaus verfolgen, ob aber die rothen Blutkörperchen durch die fraglichen Nebenbahnen oder durch die Wandung der Capillare auf irgend eine Art von Diapedese oder schliesslich von aussen in alle Lücken der Hülse hineingetrieben waren, war nicht zu entscheiden. Am unwahrscheinlichsten erscheint mir das letztere, aus Gründen, die ich weiter unten bei Besprechung der Injectionsbefunde erörtern werde. Die beiden ersten Annahmen würden nach dem Vorhergehenden vielleicht ungefähr auf dasselbe hinauslaufen.

Diese starke Blutfüllung hatte mich ursprünglich auf die ganz irrige Ansicht geführt, dass wir in den Capillarhülsen eine Brutstätte rother Blutkörperchen vor uns haben. Bestärkt wurde zunächst diese Meinung dadurch, dass in ihnen dann und wann Kerntheilungsfiguren, und zwar relativ reichlich vorkommen. Ich glaube nun aber, diese Mitosen auf fixe Zellen (Reticulumzellen) beziehen zu müssen, während wirklich charakteristische Jugendformen rother Blutzellen sich in den Capillarhülsen meiner Präparate nicht finden lassen.

Anderseits konnte ich in der Mehrzahl der Fälle absolute Blutleere der Capillarhülsen constatiren, überhaupt Freisein von beweglichen Zellen. Eine Häufung lymphoider Zellen in denselben habe ich überhaupt nie gesehen, wie es Müller an Vogelmilzen beobachtete, wenn auch einzelne lymphoide Zellen in dem Maschenwerk der Hülse liegen können.

Seltsam contrastirt mit meiner Annahme von Nebenbahnen, die eine Verbindung der Gefässlumina mit dem Inneren der Hülse und von hier aus mit den Lücken der Pulpa ergeben, Müllers Angabe einer festeren Umhüllungsschichte. Für junge und jüngste Stadien mag etwas derartiges vielleicht vorliegen, auch mir schien es in einem der Präparate, einem 12 cm Kätzchen, das in Alkohol conservirt war, als ob die Sache sich so verhalte. Lücken als Ausgänge für Nebenbahnen könnten in dieser Hülle dann immerhin noch ausgespart sein. Für ältere Säugethier-Individuen und zwar schon von der Zeit kurz nach der Geburt an kann eine solche Begrenzungsschicht aber nicht nachgewiesen werden.

Umhüllungsräume ferner, wie sie Müller für die Vogelmilz beschreibt, konnte ich bei der Katze nicht finden. In nächster Nähe der Hülse erscheint das reticuläre Gewebe der Pulpa aller-

dings etwas weitmaschiger. Es kann in erster Linie ein solcher Eindruck aber dadurch hervorgerufen sein, dass gerade der den Hülsen zunächst liegende Raum von beweglichen Zellen leer ist. Eine wirkliche, wenn auch massvolle Ausweitung des Maschenwerkes mag dann hinzukommen. Stehen doch die Räume in der Umgebung der Hülsen offenbar unter einem hohen Flüssigkeitsdruck. Es münden mehrfach gerade hier die Capillaren der Hülsen aus, und namentlich bei jüngeren Thieren sind die austretenden Capillaren relativ kurz. Dass gerade diese Räume vorwiegend vom circulirenden Blute durchspült sind und zwar noch unter einem Drucke, der alles wegspült, was im Wege liegt, würde erklären, warum wir in ihnen gewöhnlich keine Leukocyten finden. Auch eine dichtere Lagerung der beweglichen zelligen Elemente in einem etwas weiter peripher, concentrisch um die Hülse herum liegenden Kreise, wie es mitunter vorkommt, würde verständlich werden. Die in den Keimcentren massenhaft entstehenden Leukocyten, die nach allen Richtungen peripher von den Keimcentren wegwandern und weggeschoben werden, müssen mehr oder weniger durch den ihnen aus den Capillarhülsen entgegenquellenden Blutstrom am Weiterrücken gegen jene Hülse hin verhindert und können wohl unter Umständen völlig zusammengestaut werden. Eine solche zweite Zone lässt sich übrigens nicht immer, sondern nur dann und wann nachweisen. Andererseits wird der innere lockere Umhüllungsraum, wie es mir scheint, recht oft deutlich gemacht, wenn nicht überhaupt hergestellt durch Schrumpfung des zarten Hülsengewebes bei nicht peinlichst vollzogener Conservirung und bei starker Blutentleerung der Pulpa nach dem Tode. Nach der Meinung des Herrn Prof. Strasser könnte es sich hier vielleicht auch um den Excursationsraum bei Pulsationen der Hülse handeln.

Aehnliche Resultate wie Müller erhielt ich nun auch bei den künstlichen Injektionen. Wir können entweder bloss die Capillaren der Hülse gefüllt haben ohne irgend welchen Durch- oder Austritt der Injektionsmasse. Oder aber es zeigt sich, dass neben der Füllung der Capillaren auch etwas Injektionsmasse in die Hülse eingetreten ist. Oder endlich die Capillarhülsen sind dicht gefüllt und die ausgetretene Injektionsmasse hat dabei eine ähnliche Netzform, wie sie die injicirte Pulpa aufweist. Während wir manchmal überall in derselben Milz nur das eine oder das

andere dieser Bilder vorfinden, kommen in anderen Milzen alle drei Fälle vor. Es wäre dies ganz analog dem für die Pulpa zu constatirenden Befunde, dass die Pulpa bei künstlichen Injektionen stellenweise fast leer bleibt, während sie an anderen Stellen fast als überfüllt bezeichnet werden kann. Hinsichtlich der Füllung der Capillarhülsen stimmen also meine Befunde mit denen Müllers überein. Nun hat Müller aber ausdrücklich (allerdings nur für Vögel) diesen Capillarhülsen eine impermeable Umhüllungsschicht vindicirt. Er nimmt an, dass durch diese Schicht keine Injektionsmasse in die Pulpa dringen kann, und ferner erklärt er, damit im Zusammenhange, jede in der Capillarhülse liegende Injektionsmasse, die nicht einer der deutlich sichtbaren, durch reichliche Endothelkerne markirten Capillaren angehört, für Extravasat. Bei jüngeren Thieren gelinge es leichter als bei älteren, die Capillaren der Hülsen allein zu füllen.

Was die impermeable Grenzschichte betrifft, so konnte im Gegentheil, wie schon erwähnt, bei nicht mehr ganz jungen Thieren, von einigen Wochen nach der Geburt, das gänzliche Fehlen einer solchen constatirt und beobachtet werden, so dass also das Lückenwerk der Hülse in offener Communication mit demjenigen der Pulpa stand. Fig. 7 Taf. XXIV. Für dieses Alter fehlte auch jede Andeutung einer concentrischen Lagerung von Gewebsfasern oder Zellkernen, wie wir sie bei ganz jungen Thieren allerdings finden. Aber auch bei letzteren glaube ich, keine Grenzschicht annehmen zu dürfen, da ich die Injektionsbäumchen der Hülsen sehr oft in direkter Verbindung mit dem Injektionsnetz der Pulpa sah. Taf. XXVI Fig. 4 — Taf. XXVI Fig. 8. Immerhin sah man recht oft eine nicht injicirte Gewebsschicht, welche die Injektionsmasse der Hülse von derjenigen der Pulpa trennte, welche Schichte dann natürlich von den 2 bis 3 Capillaren der Hülse durchbohrt war.

Was ferner die Deutung des Austrittes der Injektionsmasse in die Hülse als Extravasat betrifft, so möchte ich dieser Meinung nur bedingt beipflichten. Ich gebe zu, es kommt bei künstlicher Injektion in diesen Hülsen sehr leicht zum Austritt von Injektionsmasse in Bahnen, welche der Strom der Blutkörperchen unter natürlichen Verhältnissen nicht oder doch nur ausnahmsweise benützt. Damit ist aber nicht ausgeschlossen, dass vorgebildete Nebenkanäle bestehen, welche vielleicht zunächst nur

vom Blutplasma benutzt werden. Es bleibt eben doch eigenthümlich, dass fast keine einzige, noch so vorsichtige, Injektion gelingt, die nicht in einem Theile der Hülsen wenigstens zu einem Austritte der Masse (in die Hülse) führte. Allerdings kann ich nicht sagen, wie notorisch alte Thiere sich in dieser Hinsicht verhalten, da mir keine solchen zur Disposition standen. Und dass ausnahmsweise auch unter normalen Bedingungen ein Austritt von Blut in die Hülse erfolgen kann, wie die schon erwähnten Befunde von Anhäufungen rother Blutkörperchen in den Hülsen lehren, spricht ebenfalls zu Gunsten vorgebildeter Nebenkanäle. Eine derartige, aber spärliche natürliche Blutfüllung fand ich noch bei einem $3^1/_2$ Monat alten Thiere, wo die Capillare eine bedeutend stärkere Wand aufwies, als in früherem Alter. Aber auch die nächste Partie der Pulpa (also Müllers lockerer Umhüllungsraum der Vögel) war hier blutgefüllt, so dass hier nicht mit Sicherheit die Annahme zurückgewiesen werden konnte, dass die Blutzellen von aussen, von der Pulpa her, eingetrieben waren.

Zu Gunsten der Annahme, dass eine Injektion der Lücken der Capillarhülsen nur dadurch zu Stande kommt, dass ganz neue künstliche Wege gebahnt werden, könnte allerdings der Umstand in's Feld geführt werden, dass es kaum jemals selbst bei vorsichtiger Injektion gelingt, sämmtliche Capillarhülsen gleichmässig zu füllen. In der That wechseln, wie schon erwähnt, die Injektionsbilder der Capillarhülsen in sehr mannigfaltger Weise. Während z. B. in der einen, durch die Arterie injicirten Milz von circa 3 Wochen post natum bei dichter Füllung der Arterien, der Capillaren, der Pulpa und wieder der Venen die Capillarhülsen bis auf 1 bis 3 Capillaren frei waren von Injektionsmasse, fand ich in einer anderen gleichalterigen, gleichinjicirten, dichte Injektionsbüschel in den Hülsen neben mässiger Füllung der Pulpa. Das Pulpanetz stand allseitig in Verbindung mit allen Strömchen des Injektionsnetzes der Hülse. Wieder in einer anderen, auch etwa gleichalterigen, war die ganze Milz durchweg gefüllt, frei waren natürlich die als helle Felder erscheinenden Keimcentren. (In diesen aber wieder prall gefüllt die Capillaren.) Diese Verschiedenheiten erklären sich zum Theil bei genauer Würdigung der verschiedenen bei künstlicher Injektion überhaupt in Betracht kommenden Verhältnisse

Wir können, wie schon Müller sagt, geringen oder höheren Druck anwenden, wir können concentrirte und wasserreichere Leimlösungen anwenden. Ein ferneres wichtiges Moment ist der Wärmegrad der Masse. Dies sind die Faktoren, mit denen man bei Leiminjektionen rechnen muss. Weiter muss berücksichtigt werden, dass Leimlösungen eine ganz andere Consistenz besitzen als das Blut. Es ist eben ganz gut möglich, dass ein Theil der arteriellen Lücken in den Hülsen ganz gut für dünnflüssige Injektionsmassen und für einen Bestandtheil des Blutes, nämlich das Serum, passirbar, für die Blutkörperchen aber und für dichtere künstliche Injektionsmassen undurchgängig sind.

Was den Unterschied zwischen dünn- und dickflüssigen Leimlösungen betrifft, so gilt hier Folgendes: Dünnflüssige, d. h. weniger leimhaltige Leimlösungen fliessen leichter durch die Gefässe und Hohlräume und erstarren später, bleiben also länger flüssig im Vergleich zu dickeren Lösungen. Kunstprodukte, wie sie durch zu hohen Druck bei dickeren Leimlösungen zu Stande kommen, sind hier weniger zu fürchten. Hingegen erhält man hier eigenthümliche Trugbilder durch die bedeutenden, nachträglichen Schrumpfungen der Leimmasse. Die ganze Füllung einer Arterie kann zu einem so dünnen Faden zusammenschrumpfen, dass man ohne Prüfung des Gewebes eine Capillare vor sich zu haben glaubt; nicht zu selten sieht man dabei noch einen solchen Faden mehrfach in der Quere durchgerissen und in eine Stäbchenreihe zerfallen; oder, was gerade bei arteriellen Endigungen zu unliebsamen Täuschungen führen kann, wir finden den Faden längs gespalten in zwei oder mehrere Balken mit dünnen Verbindungsbrücken. Leimreichere Lösungen aber sind, da man die Erwärmung nicht zu hoch treiben darf, schon eo ipso dickflüssiger als die leimärmeren und erstarren deshalb früher als diese. Sie werden rasch consistenter, sobald sie in dem ja immerhin kühleren Gewebe fein vertheilt werden. Man darf also hier die Injektion nur ganz kurze Zeit dauern lassen, wenn nicht noch während der Injektion selbst eine Erstarrung der zuerst eingetriebenen und zuvorderst fliessenden Masse erfolgen soll. Ich habe deshalb auch bei dicken Leimlösungen die Injektion mit constantem Druck trotz ihrer zweifellosen Vortheile nicht angewandt, weil bei dem noch ziemlich niedrig zunehmenden Druck eine längere Injektionsdauer erforderlich wäre. Es besteht hier, wie gesagt, die Gefahr, dass die vorausfliessende Injektionsmasse noch während der Injektion erstarrt, nachdem sie bis in die Capillaren oder allenfalls bis in die Pulpa gelangt ist. Rückwärts davon, wo die Masse noch flüssig ist, steigt nun der Druck überall bis auf dieselbe Höhe an, was nicht geschieht, so lange die Masse noch an einigen Stellen leicht weiterfliessen kann, und es kommt zu Extravasaten an den Stellen geringerer Resistenz. Solche Stellen sind die Capillarhülsen.

Mittel gegen zu rasche Erstarrung sind mehrfach empfohlen worden, so z. B. Einlegen des Organes oder des ganzen Thieres in

warmes Wasser, bis es eine Temperatur von 37—38° C. hat, eventuell Injiciren unter warmem Wasser. Bei muskelhaltigen Milzen muss das Untertauchen in Wasser aber vermieden werden, da die Milz sich contrahirt. Längeres Verweilen des ganzen Thieres im Brütofen (trocken) schien mir von nachtheiliger Einwirkung auf das Gewebe begleitet zu sein. Vielmehr empfiehlt es sich das lebenswarme Organ zu injiciren, wie es ja für kleinere Thiere leicht möglish ist. Es sind für diese kleinen Thiere so wie so die Fehlerquellen nicht so gross. Eine Erstarrung der Masse ist bei nicht zu langsamer Injektion dann kaum zu befürchten. Die einzige Fehlerquelle ist hier in der Anwendung von zu grossem Druck zu suchen resp. darin, dass man eine zu grosse Menge einspritzen will. Uebung allein führt hier zum Ziel, mit allgemeinen Regeln ist nicht gedient. Für ganz kleine Thiere mag, wie es Müller empfiehlt, von Vortheil sein, wenn man statt direkt in die Lienalis, in die Aorta descendens injicirt, weil dann unerwartete plötzliche Drucksteigerungen auf ein grösseres Gebiet elastischer Wände verschiebend wirken und weil die Injektionsmasse neben der Lienalis vorbei auch nach anderen Arteriengebieten abfliessen kann. So wird der Druck in der Lienalis selbst herabgemindert und annähernd constant gemacht. Gewarnt muss werden vor Verstärkung des Druckes, wenn sich ein Widerstand entgegenstellt, den man gar zu gerne auf die Mechanik der Spritze bezieht, wenn man sich nicht ganz auf dieselbe verlassen kann.

Die Thatsache, dass eine Injektion nicht weit über die arteriellen Enden hinausreicht, beweist im einzelnen Falle durchaus noch nicht, dass der angewandte Druck unschädlich und gering gewesen ist, und dass speziell auf den Capillarwandungen der Hülsen z. B. ein geringer Druck gelastet hat.

Ich glaube nun, dass man in der Mehrzahl der Fälle ganz gut aus dem mikroskopischen Bilde allein ein Extravasat in der Milz von einer Füllung präformirter Blutbahnen unterscheiden und dass man ferner aus diesem Bilde einige Hinweise auf die Bedingungen, unter denen das Extravasat entstanden ist, entnehmen kann. Tritt durch übergrossen Druck Injektionsmasse aus den Gefässen, so geht dies stets einher zuerst mit Dehnung der Gefässwand und dann mit Auseinanderzerrung des Gewebes. Ein derartiges Extravasat gestaltet sich in der Milz genau so wie in anderen Organen. Das Besondere liegt nur darin, dass dasselbe eben an Stellen auftritt, wo muthmasslich schon normaler Weise endothellose Kanäle aus den Capillaren abzweigen. Wir können deutlich einen Unterschied machen, wenn das eine Mal diese Kanäle oder Nebenbahnen gefüllt sind ohne Extravasat, und wenn das andere Mal daneben noch ein Extravasat vorhanden ist. An einer Milz ferner, die in langer Serie tadellose, extravasatfreie Bilder bot, zeigen sich oft plötzlich an einer Stelle deutliche Extravasate. Dies möchte ich daraus erklären, dass vom Hilus an gerechnet der Weg zu der einen Capillarhülse eben weiter ist, als zu einer anderen. Bei dem natürlichen Blut- und Flüssigkeits-

strome ist dies ja gleichgültig, nicht aber bei dem künstlichen, wo eben die Injektionsmasse durch jede weitere zu durchlaufende Strecke mehr und mehr, unter Umständen schliesslich bis zur Erstarrung abgekühlt und eingedickt wird. Das kann zur Folge haben, dass eine weiter stromab liegende Capillarhülse noch unberührt von der im Vordringen erstarrten Injektionsmasse sein, oder nur die Hauptbahnen, die Capillaren gefüllt zeigen kann, während gleichzeitig an einer anderen, weiter rückwärts liegenden Stelle die noch dünnflüssigere, aber unter höherem Druck stehende Masse in alle natürlichen Nebenwege, ja in falsche Bahnen hineingezwängt wird. Es ist also plausibel, dass nicht an der Stelle der stärksten Erstarrung, wo die erstarrte Masse schon allein durch die Einkeilung in die grösseren Gefässe festgehalten wird, sondern rückwärts davon, wo der Leim noch flüssiger ist, und die Drucksteigerung bis in die feinsten Kanäle hinein sich geltend macht, eine vollständigere Füllung der natürlichen Wege oder ein Extravasat zu Stande kommt. Erstarrt z. B. die Masse irgendwo jenseits der Capillarhülse beim Eindringen in die Pulpa, so steigert sich der Druck der Masse in den Hauptbahnen der Capillarhülse. Bleibt die Masse hier noch flüssig, so beginnt sie in die feinen Nebenbahnen einzuströmen. Und während dies möglicherweise noch durch natürlich vorgebildete Spalten und Lücken der Capillarwand geschieht, bahnt sich die Masse vielleicht von den Nebenbahnen aus durch Gewebszerreissung falsche Wege, insbesondere wenn die vorauseilende Masse auch hier wieder erstarrt. Es werden zum mindesten diese Nebenbahnen abnorm gedehnt, sie confluiren und man ist nicht mehr im Stande, einzelne Kanälchen zu unterscheiden. Ein derartig injicirter Bezirk erscheint wie ein Klecks mit verwischtem Rande. Im Inneren ist dabei aber gewöhnlich das stark erweiterte Gefäss als Merkmal des zu hoch angewachsenen Druckes zu erkennen.

Durch diese Ausführungen wird, wie mir scheint, genügend erklärt, warum in einem Fall in den Capillarhülsen nur die Capillaren sich füllen trotz dicht gefüllter Pulpa, in einem anderen aber die Capillarhülse schon ein Injektionsnetz zeigt, während die Pulpa wiederum keine nennenswerthe Füllung aufweist. Aber auch wenn die Injektionsmasse wirklich durch die Pulpa durchgetrieben wird, kann in einem Falle rückwärts davon eine Füllung der Nebenbahnen, ja eine Extravasatbildung in den Capillarhülsen auftreten, im anderen unterbleiben, je nach der grösseren oder geringeren Consistenz der Injektionsmasse. Eine dünne Masse findet natürlich leichter ihren Abfluss, schon bei geringerem Druck in den Arterien. Es gelingt bei geringem Injektionsdruck und bei dünner, lange flüssig bleibender Masse öfter, auch bei nur theilweiser Füllung der Pulpa eine vollständige Füllung der Venen zu erhalten, indem hier die Injektionsmasse nur den bequemsten und kürzesten Weg wählt und dabei doch genügend freien Abfluss findet. Ist die Injektionsmasse dicker, leimreicher, so kann sie selbst noch innerhalb der geschlossenen, mit Endothel versehenen

Gefässbahn nicht so rasch wie eine dünnere, weniger consistente durchfliessen. Es ist mithin hier nothwendiger Weise ein etwas höherer Druck nöthig, der dann die Injektionsmasse in alle vorhandenen Lücken und Nebenbahnen treibt.

Die Ergebnisse der vorausgegangenen Auseinandersetzungen über die Injektionsmechanik lassen sich kurz folgendermassen formuliren: Bei vorsichtigem Druck dringt die (mässig dicke) Injektionsmasse nur auf gewissen Hauptbahnen der Milz vor, in den Hülsen nur durch die Hauptbahnen. Natürlich muss Pulpa und die venöse Blutbahn frei, d. h. offen sein für den andringenden Strom. Der schon höhere vitale Blutdruck nimmt bereits die Nebenbahnen in Anspruch, treibt vielleicht aber für gewöhnlich nur Blutplasma hinein. Uebernormaler Druck ergiebt die Bilder, welche Sokoloff nach Unterbindung der Venen (auf längere Zeit) erhält. Höchster Druck bei künstlichen Massen, namentlich wenn sie jenseits der Hülsen erstarren, ergiebt Extravasate in den Hülsen.

Haben wir nun bei künstlichen Injektionen je nach der gewählten Lösung und dem angewandten Druck, und an demselben Objekt je nach der Stelle verschiedene Verhältnisse der Injektion, so finden sich ähnliche Unterschiede bis zu einem gewissen Grade auch bei der normalen Circulation: dünnflüssigere und dickflüssigere Bestandtheile sind gegeben, ferner verschiedener Druck zu verschiedenen Zeiten und an verschiedenen Stellen. So wird es dann verständlich, dass dem Blutstrom je nach den localen und allgemeinen Verhältnissen des arteriellen Blutdruckes, je nach dem Widerstande in den Venen, in der Pulpa und in den arteriellen Endigungen, je nach der Infiltration in der Pulpa und dem Contractionszustande der Trabekel verschiedene Wege offen stehen und dass insbesondere von den verschiedenen Bestandtheilen des Blutes stellenweise verschiedene Wege benutzt werden. Sokoloff hat diesem Gedanken für die Venen Rechnung getragen; ich möchte ihn allseitiger durchgeführt wissen.

Wenn Müller sagt, dass es ihm nur bei „langsamem Druck“ und kurzer Injektionsdauer gelang, einen Austritt der Masse in die Hülsen zu verhindern, so können wir dem nur beistimmen. Dieser Satz bewährt sich fast durchweg. Er beweist aber nicht, dass die bei höherem Druck und ebenfalls kurzer Injektionsdauer gewonnenen Resultate Kunstprodukte sein müssen. Man kann nur sagen, dass die von Müller bei langsamem Druck und kurzer Injektionsdauer erhaltenen Injektionsströmchen den für die künstlichen Massen bequemsten Weg darstellen. In der

That glaube ich auf Grund meiner Befunde annehmen zu müssen, dass für den Blutstrom auch noch andere natürliche Bahnen in der Hülse vorliegen, als die der Capillaren.

Ich fasse die Gründe dafür, recapitulirend, folgendermaassen zusammen:

1) Befund rother Blutkörperchen im Gewebe der Hülse ausserhalb der Capillaren (ein Fall in Müller, mehrere eigene). Es könnte hierbei in Frage kommen, ob die rothen Blutkörperchen nicht von aussen, von der Pulpa her eingetreten seien. Es kann dies, glaube ich, deshalb als unwahrscheinlich ausgeschlossen werden, weil dabei die nächste Umgebung der Hülsen sehr oft absolut leer von Blutkörperchen war.

2) Befund von in der Mehrzahl der Fälle wiederkehrendem Austritt von Injektionsmasse in die Hülse, auch ohne besonders ausgedehnte Füllung der Pulpa.

3) Diese ausgetretene Injektionsmasse hat eine ähnliche Gestalt, wie das Injektionsnetz der Pulpa (Tafel XXIII, Fig. 4 und Tafel XXVI, Fig. 7).

4) Wirkliche Extravasate, also Austritt von Injektionsmasse auf Bahnen, die dem Blutstrome sonst nicht offen stehen, sind als solche kenntlich und von den früher genannten unterscheidbar.

5) Nachweis von Lücken, Kanälchen, welche wie seitliche Abzweigungen der Capillaren der Hülse erscheinen. Die Kanälchen schienen ein engeres Lumen als das der Capillaren zu besitzen. Endothelkerne schienen zu fehlen.

Meine Meinung, speciell die Circulationsverhältnisse der Capillarhülsen betreffend, formulire ich folgendermaassen: Die 1—3 Capillaren der Hülse fördern ungehindert alle Blutbestandtheile weiter. Durch die Nebenbahnen, jene Kanälchen, welche von den Capillaren ausgehen und in der Hülse resp. deren Maschenwerke endigen, wird vorzugsweise nur Blutplasma passiren resp. es werden rothe Blutkörperchen trotz ihrer grossen Plasticität sich in nur geringer Zahl durchwinden können. Mindestens werden während gleicher Zeitdauer diese Nebenbahnen weniger von Blutkörperchen durchlaufen als die Hauptbahnen, während das Plasma ungehindert durchrinnt. Dass aber durch diese Nebenbahnen ausser Plasma wirklich unter normalen Verhältnissen auch körperliche Blutbestandtheile durchgetrieben werden können, da-

für spricht die nicht selten vorkommende Füllung des Maschenwerkes der Hülse mit rothen Blutkörperchen.

Schliesslich muss erwähnt werden, dass Hoyer bei der Beschreibung seiner Oelinjektionen in keiner Weise der Capillarhülsen gedenkt. Nun aber bemerkt Hoyer ausdrücklich, dass er von einer Beschreibung des Gewebes absehen müsse und sich hauptsächlich mit der offenen Endigung der Gefässe in der Pulpa befasse. Es ist ferner zu erwähnen, dass alle die Angaben über die Capillarhülsen für Thiere höheren Alters wahrscheinlich gar nicht mehr passen (s. weiter unten), ferner dass Hoyer sich vorwiegend auf Präparate bezieht, bei denen durch äusserst schwachen Druck die Injektionsmasse kaum über die arteriellen Capillaren hinaus ging, so dass nur „rundliche oder ovale verzweigte, oder maulbeerförmige Räume" entstanden. Es scheint wahrscheinlich, dass die zwar etwas consistente, aber eben doch flüssig bleibende Oelmasse hier ganz freien Abfluss hatte und dabei nur den bequemsten, breitesten Weg gewählt habe. Ich glaube dies auch daraus schliessen zu dürfen, dass ich bei der Injektion einer Katzenmilz mit Hoyer's Masse, die ich auch nur bis zu den arteriellen Capillarenden ausdehnte, keine Füllung der Hülsen, mit Ausnahme von deren Capillaren, erhielt. Das sind natürlich ganz andere Verhältnisse, als bei Hochdruck-Injektion von dichten Leimmassen, die beim Eintritt in die Pulpa erstarren.

Ich glaube annehmen zu müssen, dass die oben besprochenen Circulationsverhältnisse der Capillarhülsen nicht zeitlebens persistiren, da ich in mehreren Fällen eine Umwandlung der zarten Capillaren der Hülsen in ein festes Arterienrohr gesehen zu haben glaube. Es stellen ferner die Capillaren der Hülse in der erwachsenen Katze viel dickwandigere, solidere Röhren dar, sie besitzen gewöhnlich eine dickere, ziemlich geschlossene Bindegewebslage, welche von den innersten Lagen der Hülse stammt. Da ich nun ferner beim natürlichen Füllungspräparat und an künstlich injicirten Milzen keine solchen Nebenbahnen mehr zu Gesicht bekam, wie ich sie von jugendlichen Milzen beschrieben habe, glaube ich eine tiefgreifende Veränderung an den Capillaren in späterer Zeit annehmen zu müssen. Es bezieht sich dieser Befund aber nur auf zwei Thiere, deren Milzen allerdings gut conservirt waren.

Andeutungen, Spuren von Capillarhülsen lassen sich, wie es scheint, allerdings immer finden, ihre relativ geringe Zahl in der alten Milz gegenüber der jungen fällt aber in die Augen. Daraus darf man wohl schliessen, dass ihnen beim Erwachsenen keine wichtige Funktion zukommt.

Man wird jedenfalls annehmen müssen, dass sich im späteren Leben, obschon die Milz sich noch vergrössert, keine neuen Capillarhülsen mehr bilden, so dass die ursprünglich sehr dicht stehenden Hülsen nun weiter auseinander zu liegen kommen und sich nur noch spärlich dem Blicke zeigen.

In einem Falle sah ich in einer älteren Milz ein Kleinerwerden der Hülsen. Es scheint mir hier ein Befund vorzuliegen, wie ihn Müller beschreibt: „Die Umhüllung einer Capillare mit einem dichteren Bindegewebsnetz, das den Uebergang zwischen einer wirklichen Capillarhülse und einer gewöhnlichen bindegewebigen Adventitia darstellt.“ Müller nimmt allerdings keinerlei Umwandlung, sondern bloss ein Nebeneinandervorkommen wirklicher Capillarhülsen und „modificirter Adventitien“ an.

Was die Lageverhältnisse der Capillarhülsen gegenüber dem ganzen Organ oder einzelnen Bestandtheilen betrifft, so scheint keinerlei specielle Anordnung vorzuliegen. Wir haben diese Hülsen über das ganze Organ hin verstreut. Eines nur zeigt sich immer wieder: wir finden diese Gebilde nie so nahe an Balken oder Venenwand oder Kapsel angelagert, und nie so nahe bei einander, dass nicht ein freier Pulparaum von etwa der halben Breite der Hülse noch dazwischen läge. Sehr häufig liegen die Hülsen in jungen Thieren (14 Tage) so regelmässig vertheilt an der Peripherie des Organs, dass sich bei oberflächlicher Betrachtung eine gewisse Aehnlichkeit mit einer Lymphdrüse und ihren peripher gelagerten Rindenknötchen ergiebt. Eine besondere Bedeutung kann dieser Lagebeziehung wohl nicht weiter beigemessen werden. In Milzen, die bereits vollkommen ausgebildete und abgeschlossene Keimlager besitzen, finden wir ferner öfter eine gewisse concentrische Anordnung der Hülsen um diese Keimlager. Ich glaube, dass auch dieser allerdings auffallenden Lagebeziehung keine Bedeutung in Beziehung ihrer Funktion zugemessen werden kann. Diese Lagerungsverhältnisse erklären sich aus den Wachsthumsverhältnissen der Arterienbäumchen, an deren Enden die Capillarhülsen liegen und aus

denjenigen der Keimlager. Die Anordnung rings um die Keimlager hat übrigens ihr Analogon in ähnlicher Verlagerung, d. h. Ausbiegung und Verdrängung von Balken und Venen.

Zunächst bespreche ich die über die Hülsen hinausragenden arteriellen Endstücke. Es ist früher schon bei dem Passus: „arterielle Endigungen“ erwähnt worden, dass die Capillaren, wenigstens in der jungen Milz, eingetheilt werden in Capillaren mit und ohne Hülsen. Es muss hier nun vor Allem gesagt werden, dass das Mengenverhältniss der hülsenlosen zu den behülsten in den verschiedenen Lebensaltern desselben Thieres variirt. Vor allem sah ich bei ganz jungen Thieren mit Sicherheit keine hülsenlose Capillare. Dagegen waren einige schon deutlich bei einem vierzehntägigen Kätzchen. Sicher zahlreich sind dieselben in der erwachsenen Milz vorhanden. Ein sicheres Urtheil ist kaum möglich, da die Capillaren nach ihrem Austritt aus der Hülse nach irgend einer Richtung ausbiegen und sich oft noch weit durch das Gewebe erstrecken können. Soviel scheint mir erwiesen, dass die hülsenlosen Capillaren vorwiegend später erst sich bildende, seitliche Abzweigungen darstellen.

Es ist in Kürze schon früher gesagt worden, dass die Capillaren in gleichem Maasse anwachsen mit den Hülsen.

Bei Betrachtung der jüngeren Milzen ergab sich, dass die innerhalb der Hülse liegenden Capillaren durchweg so zart gestaltet sind wie das Gewebe der Hülse selbst, ja dass die äussere Contour der Wand nicht scharf abgegrenzt erscheint von dem Gewebe derselben. Man glaubt in der Mehrzahl der Fälle nur einfache Spalten oder röhrenähnliche, in die Capillarhülsen eingegrabene Kanäle vor sich zu haben. Dass diese Röhren ein Endothel haben, nicht einfach ausgesparte Lücken im Hülsengrundgewebe darstellen, kann man aus den reichlichen, in das Innere des Gefässes prominirenden Kernen schliessen.

Ist nun innerhalb der Hülsen eine scharfe Grenze zwischen Gefässwand und Hülsengewebe nicht vorhanden, so ist dies eben auch ausserhalb der Hülse der Fall. Es tritt zwar die Capillare in der Mehrzahl der Fälle scharf abgesetzt hervor, aber die Wandung erscheint von dem gleichen zarten Gewebe wie dem der Capillarhülse gebildet. Da nun Züge und Fasern des Pulpagewebes aber continuirlich in dieses überzugehen scheinen, so

sah W. Müller (der übrigens keinerlei Altersunterschiede machte) sich veranlasst eine Adventitia anzunehmen, deren Grenze gegen das Endothelrohr zu unbestimmbar sei. Ich zweifle nun nicht daran, dass wirklich die äusserste Lage des ganzen Capillarrohres als Adventitia aufgefasst werden darf oder besser, dass diese Lage später zur definitiven Adventitia wird. Halten wir aber dazu, dass diese Wand aus genau dem gleichen Gewebe besteht wie die der Hülse, welches nun einmal, wie weiter unten gezeigt werden wird, als jugendliches, als Keimgewebe aufgefasst werden muss; halten wir ferner dazu, dass diese sehr kurzen, über die Hülsen hinausragenden End-Stücke als junge, vorsprossende Capillaren aufzufassen sind, wie sofort gezeigt werden wird, so wird man nicht fehlgehen, wenn man nicht, wie es Müller thut, von Endothel und Adventitia mit verwischter Grenze spricht, sondern von einem gemeinsamen Keim- oder Grundgewebe für die Capillarwand, sowohl im Capillarhülsentheil wie jenseits desselben, das sich erst später stellenweise zu diesen beiden Schichten, nämlich zu einem Endothelrohr und zu einer adventitiellen Bildung differenzirt, sei diese nun dünn: eine gewöhnliche Adventitia wie an den Endstücken, oder behalte sie einen grösseren Umfang und entwickele sich in besonderer Weise wie in der Capillarhülse.

Es sind in der That die über die Hülsen hinausragenden Endstücke erst allmählich deutlicher und länger werdende Fortsätze des Capillarhülsengewebes.

In der jüngsten Milz (12 cm langes Kätzchen) öffnen sich die Capillaren noch entweder an der Grenze der Hülsen in die Pulpa, oder erstrecken sich doch nur eine ganz kurze Strecke weit darüber hinaus. Etwas später (in der Milz des 3wöchentlichen Kätzchens) finden wir diese Capillaren schon von der halben bis ganzen Länge einer Capillarhülse über diese hinausragen. In der erwachsenen Milz endlich erstrecken sich die Capillar-Endstücke oft noch weit in die Pulpa.

Zugleich mit dieser Verlängerung der die Capillarhülse überragenden Gefässenden schreitet auch die Differenzirung und Festigung des Gefässrohres vor, so dass schliesslich das die Capillarhülse durchsetzende und verlassende Hauptgefäss deutlich ein Endothelrohr und eine Adventitia, eventuell eine Muscularis

aufweist. Auch die Hülse nimmt dabei an Grösse zu. Dabei kann als Regel gelten, dass sie stammaufwärts und -abwärts nicht plötzlich, sondern langsam abschwillt und also deutlich in die eigentliche Adventitia des Gefässrohres übergeht.

Vorkommen der Capillarhülsen.

Ich habe diese Bildungen zunächst bei all den Thieren gesehen, bei denen sie von den Autoren schon beschrieben wurden, also vor allem bei den Vögeln, dann beim Hund, wo eigenthümliche Beziehungen zu den Venen sich zeigen, die in einer besonderen, noch nicht abgeschlossenen Untersuchung von mir weiter verfolgt werden. Ferner sah ich sie beim Ochsen (jüngeren Thieren?), Schwein, Fuchs, auch wohl, aber wenig ausgebildet und sehr spärlich bei der Spitzmaus.

Besonders wichtig scheint mir aber der Befund beim menschlichen Embryo. Leider standen mir einigermaassen frisch nur ein 4- und ein 7monatlicher Foetus, eine 7monatliche Frühgeburt und Neugeborene zu Gebote. Während nun die Milz der Neugeborenen sich kaum von der Milz der Erwachsenen unterschied, bot die 4monatliche ein eigenthümliches Bild.

Ausser 2 bis 3 dunkleren Stellen mit grösserem Gefäss-Quer- oder Längsschnitt, die man als in Bildung begriffene Keimlager auffassen darf, finden wir das ganze Gewebe um einzelne Centren geordnet. Solche Centren zeigten sich auf einem Querschnitt durch die Milz etwa in der Anzahl von 10 bis 12. Die Centra stellten Capillarschnitte dar, so dass ich auf die Meinung kam, auch hier Capillarhülsen gefunden zu haben. Diese einzelnen rundlichen Felder zeigten ein dicht mit Blutkörperchen gefülltes Bindegewebstgerüst mit einigermaassen concentrischer Anordnung um das centrale Gefäss. In der einen 7monatlichen, von mir injicirten Milz konnte ich dann noch kurz vor der arteriellen Auflösung manchmal ein dichteres Bindegewebsgefüge erkennen, das vielleicht der Ueberrest der supponirten Capillarhülse sein konnte. In den anderen Milzen vom 7 monatlichen Foetus (Frühgeburt) und von dem Neugeborenen fehlte aber nicht nur jede Spur oder jeder Rest einer Hülse, sondern es war auch das, um und an der Capillare liegende Gewebe dicht mit Leukocyten gefüllt, also zur „weissen Scheide“, zum Keimlager ge-

worden. Wenn also hier wirklich im Embryonalstadium Hülsen sich entwickeln sollten, so wären sie jedenfalls eine vergängliche Bildung.

Es bedarf zur Feststellung dieser Frage auf jeden Fall jüngerer menschlicher Embryonen, die mir im hiesigen Institute nicht zu Gebote standen.

Es sahen diese Gebilde aber doch ganz anders aus, als die bei der Katze sich findenden Capillarhülsen. Lücken oder Nebenbahnen sah ich nirgends; doch war das ganze Gebilde dicht mit Blutscheiben gefüllt, so dass eben eine Permeabilität der Capillarwand möglicherweise auch hier vorhanden war.

Gerade hier scheint es aber, als ob von dem die Capillaren umhüllenden Bindegewebe aus das Wachsthum der Pulpa vor sich geht. (Ich komme darauf noch zurück. Es wurde auch schon von anderer Seite einmal behauptet, die Milzpulpa sei nur veränderte, ausgewachsene Adventitia, allerdings heisst es dort der Venen.)

Dies bestärkt mich in der Meinung, dass die „Capillarhülsen" des Menschen einfach Wachsthumsknospen darstellen, während vielleicht bei niederen Thieren, wo sie zeitlebens bestehen bleiben, mechanische Verhältnisse (Regulation der Circulation) mehr in den Vordergrund treten.

Funktion der Capillarhülsen.

Die älteste Ansicht über die Bedeutung der Capillarhülsen war diejenige Schweigger-Seidel's, dass man es hier mit einer Art Filtrir-Apparat zu thun habe. Er glaubt dies daraus schliessen zu dürfen, dass der Innenraum der Hülsen mit dem Lumen der Capillaren in irgend einer Communication steht und dass bei Injektionen die Masse in die Körperchen austritt. „Ist wenig ausgetreten, so verfolgte die Masse mehr bestimmte Bahnen, so dass die Capillaren innerhalb der Hülsen ganz feine Zweigchen abzugeben scheinen." Bei Füllung der ganzen Hülse bemerkte er ferner mitunter ein „Zurückbleiben der körnigen Bestandtheile" und nur „Austreten der flüssigen Theile".

Es musste ihm um so weniger bedenklich erscheinen, ein Filter anzunehmen, als er sich für geschlossene Blutbahn ent-

schied. Die durchgesickerten Bestandtheile würden hier also aus dem Blute ausgeschaltet und vielleicht auf Lymphwegen weitergeführt.

Von einem Filter muss allerdings gesprochen werden, wenn für gewöhnlich ein Theilelement des Blutes (Blutkörperchen) zurückgehalten wird und nur das andere (Plasma) austritt, gleichgültig, ob dies bei offenen oder geschlossenen Blutbahnen geschieht. Doch fragt sich, ob dies nicht eine Nebenerscheinung ist.

Dafür, dass eine Filtration im oben bezeichneten Sinne thatsächlich stattfindet, scheint nicht nur die Enge der Nebenbahnen, sondern auch die der Capillaren, die noch durch das starke Prominiren der Endothelkerne vermehrt wird, zu sprechen. Für die Capillaren allerdings glaube ich diese Enge nur auf eine mortale Veränderung, nämlich auf eine Faltenlegung, der Länge nach, zurückführen zu müssen, die wohl intra vitam nicht bestand, da hier ein höherer Druck im Blutstrome vorhanden war.

Eine andere, ältere Auffassung ist die W. Müller's, dass die Capillarhülsen mit Nerven im Zusammenhang stehen, vielleicht sogar nervöse Endapparate seien. Wenn man nun zwar auch die Nerven, die ja thatsächlich reichlich in der Milz vorhanden sind, bei einer gewissen Dünne vollkommen aus den Augen verliert, so hat doch anderseits noch Niemand ein Herantreten einer Nervenfasser an eine solche Hülse beobachtet. Auch mir ergaben eine Anzahl Goldpräparate negative Resultate.

Eine dritte Auffassung, die von Billroth zuerst angenommen worden ist, ist die, dass diese Hülsen vielleicht Brutstätten von beweglichen Zellen seien.

Dieser Auffassung kann ich mich nicht anschliessen, ebensowenig einer solchen, die diese Hülsen als junge „Malpighi'sche Körperchen" auffasst: es fehlt hierzu jeder Anhaltspunkt.

Auf die Anregung von Herrn Prof. Strasser prüfte ich die Frage, ob die Capillarhülsen zum Mechanismus des Anwachsens der Milz und der Ausbildung der eigenthümlichen Bauverhältnisse in Beziehung stehen.

Man könnte zunächst den Capillarhülsen nur die mechanische Rolle zuschreiben, an der sich bildenden, zum mindesten noch unfertigen Milz einen Pulpabezirk offen und ausgespannt zu halten, den Blutabfluss in dieselbe zu er-

leichtern und zu regeln, das Wachsthum und die Ausgestaltung des Organes in ganz bestimmter mechanischer Weise zu beeinflussen, dadurch dass sie mit den Gefässenden vorwachsen.

Man könnte aber ferner daran denken, dass es sich in den Capillarhülsen selbst um Stellen eines besonders intensiven Längenwachsthums der Gefässe handelt, oder gar um ein Keimgewebe, das sich in Pulpa umwandelt und das Auswachsen der Pulpa und der Gefässe zugleich vermittelt.

In beiden Fällen könnte man von Wachsthumsknospen sprechen.

Dass die dicht stehenden, scharf umgrenzten Capillarhülsen der sich entwickelnden Milz in mechanischer Weise auf die Circulationsverhältnisse und für die Ausgestaltung der Organstructur von Bedeutung sind, lässt sich kaum von der Hand weisen. Als polsterartig verdickte Theile an den Enden der arteriellen Gefässverzweigung vermögen sie vielleicht, insbesondere wenn der arterielle Baum vermöge der Eigenfestigkeit seiner Wand und der pulsatorisch erfolgenden stärkeren Füllung sich festigt, wie Säulenkapitäle zu wirken, die peripheren Theile vor sich her zu schieben, die centralen auszuweiten und zu entlasten. Nur in gewissem Sinne beengen sie den Blutabfluss. Wegen ihrer umschriebenen fast kugeligen Gestalt ist die Bildung überall annähernd gleich weiter Pulparäume zwischen ihnen so gut an der Wurzel der Arterienbäumchen als an der Peripherie ermöglicht. Die Hülsen bewirken zugleich, dass Flüssigkeit in der Pulpa in bestimmten Richtungen, und in einzelnen Strömchen strömt, wodurch eine bestimmte Richtung der Durchspülung gegeben ist: namentlich Abfluss in Sammelströmen gegen die Wurzeln des arteriellen Baumes, den Hilus. Die Ausbildung einer Muskulatur unterstützt dann die Entleerung und Ausspülung der Pulpa.

Wir können die auf diese Weise geschaffenen Circulationsverhältnisse unserem Verständniss vielleicht noch etwas näher rücken, wenn wir jede einzelne Hülse nebst dem Gebiet, welches das aus ihr und ihren Capillaren abfliessende Blut in der Pulpa einnimmt, uns als besonderen Bezirk, gleichsam ein Läppchen der Milz, aus dem Ganzen herausgeschält denken. Dann

haben wir eine Art Kolben oder cylindrische Röhre, in deren Axe die zuführende Arterie nebst der Hülse liegt, während der ganze übrige Raum zum Abfluss oder Rückfluss des Blutes dient.

An den Grenzen dieser Bezirke vorwiegend gegen die Basis zu liegen die Venenanfänge und Venen. Es ist diese Anordnung am leichtesten an den peripher liegenden Capillarhülsen jüngerer Milzen zu übersehen. Aehnliche Verhältnisse liegen aber auch bei den mehr central liegenden Hülsen vor, überhaupt in allen den Milzen, bei welchen die ganze Masse vorwiegend aus solchen Hülsen besteht (12 cm Kätzchen). Auch für die viermonatliche Foetusmilz des Menschen scheint dasselbe angenommen werden zu dürfen. Diese Eintheilung und Gliederung ist nur eine provisorische, sie verschwindet bei älteren Thieren, wo diese Hülsen in spärlicher Zahl vorhanden sind und vor allem weit auseinander liegen. Dafür treten in regelmässiger Anordnung zwischen den arteriellen Endbäumchen die Septen und Trabekel auf. In ihnen und neben ihnen entstehen gerade bei Steigerung des arteriellen Druckes am meisten entlastete Räume, nach welchen hin die Flüssigkeit strömt. Durch die Trabekel einerseits, die Arterien, Malpighi'schen Körperchen anderseits wird die Milz nun gleichsam nach Bau und Funktion in neue Bezirke, wenn auch unvollkommen gegliedert. Dies hat zur Folge, dass das stärkste Gefälle nicht mehr auf der Strecke von den arteriellen Enden zur Pulpa, sondern von der Pulpa zu den Venen des Trabekelsystems liegt.

Diese Anordnung wird doch wohl zur Folge haben, dass der Abfluss aus der Pulpa in die Venen überall, auch mitten drin im Organ, ein grösseres Gefälle bekommt, insbesonders auch, wenn die Kapsel und Trabekel sich contrahiren.

Die Capillarhülsen aber würden also in provisorischer Weise die der Milz eigenthümlichen Circulationsverhältnisse eingeleitet haben.

Es ist in der That auffällig, wie bei der Katzenmilz Hülsen und Balken sich gleichsam gegenseitig ersetzen, so dass zu der Zeit, wo die Capillarhülsen die Hauptmasse der Milz ausmachen (12 cm Kätzchen), keine oder nur sehr spärliche Balken vorhanden sind, während später, wo die Masse der Capillarhülsen der ganzen Milz gegenüber zurücktritt, das Balkenwerk sehr rapid zuzunehmen beginnt. Schliesslich findet sich in ausgewach-

senen Milzen bei ganz spärlichem Vorkommen von Hülsen ein enorm starkes Balkenwerk. Betrachten wir als Gegensatz hierzu z. B. die Vogelmilz, so finden wir, dass hier zeitlebens die Capillarhülsen persistiren, dass zugleich aber das Balkenwerk sehr spärlich ist, wenn ein solches überhaupt vorhanden.

Eine ähnliche treibende Kraft wie bei starker Injektion, nur langsam wirkend, ist wohl auch in dem vorwiegend arteriellen Wachsthum dieser Theile gegeben.

Ich verweise hier auf die von Strasser genau analysirten, mechanischen Verhältnisse an auswachsenden Extremitäten insbesondere von Salamandern und Tritonen. Auch dort hat man ein Vorsprossen einzelner Theile und eine dadurch bedingte Entlastung anderer, in denen sich dann die Circulationsbahnen entwickeln.

Ein solches Vorsprossen einzelner Theile muss von regulirendem Einfluss sein auf die Ausgestaltung des Organes, insbesondere auf Art und Ort der Entwickelung der Venen und Trabekel in der Milz.

Mit der Annahme aber, dass die Capillarhülsen als polsterartig verdickte Enden des Arterienbaumes, die Pulpawege theils einengen, theils offen halten und entlasten, und bestimmend auf die Circulation, auf die Umgestaltung des Organes einwirken, dürfen wir uns nun nicht begnügen. Die einzelnen Faktoren, welche bei der Umgestaltung der Milz eine Rolle spielen, müssen vielmehr genau aus einander gehalten und für sich untersucht werden. Zunächst fragt es sich, ob die Capillarhülsen bloss passiv vorgeschobene Theile des Arterienbaums sind, oder ob in ihnen selbst dieser Baum wächst. Ferner: welche Beziehungen bestehen zwischen den Capillarhülsen und der Bildung der Pulpa, der Gefässübergänge?

Für Betheiligung der Capillarhülsen bei der Bildung der Pulpa sprechen vor allem die angeführten Bilder der von aussen her sich lockernden Capillarhülsen an älteren Katzenmilzen, dann aber namentlich das Aussehen der viermonatlichen Foetusmilz und der Milz des 12 cm langen Kätzchens. Es besteht in diesen beiden letzteren das ganze Milzgewebe nur aus rundlichen Substanzparthien, die an den arteriellen Gefässbäumchen hängen. Es bleibt hier kaum eine andere Annahme übrig, als

dass von diesen Capillarhülsen als Wachsthumsknospen aus sich das Pulpagewebe bildet.

Anderseits muss hervorgehoben werden, dass sich auch noch in annähernd ausgewachsenen Milzen des Kätzchens Capillarhülsen finden und zwar ähnlich gestaltete wie in der jungen Milz, und ferner, dass bei manchen Thieren, z. B. dem Schwein, die Capillarhülsen in der ausgebildeten Milz besonders gross und zahlreich sind. Trotzdem glaube ich eine Betheiligung der Capillarhülsen bei der Bildung der Pulpa nicht ausschliessen zu dürfen.

In welcher Art und Weise sollen wir uns nun diesen Vorgang des Wachsthums der Pulpa vorstellen?

H. Prof. Strasser hat nach Ansicht meiner diesbezüglichen Präparate die Fragestellung genauer formulirt und folgende leitende Gesichtspunkte für weitere Untersuchungen aufgestellt:

In der wachsenden Milz findet eine Vergrösserung des arteriellen und venösen Gefässbaumes, ferner eine Vermehrung der Zahl der arteriellen und venösen Endigungen in der Pulpa, und endlich eine Vergrösserung des Pulpagebietes statt.

Es macht keine Schwierigkeit, sich vorzustellen, wie bei Vergrösserung des Pulpagebietes die Venenbahnen überall in die Pulpa hinein auswachsen und sich verzweigen durch Zusammenschluss und Vervollständigung der Wand vorher gefensterter, mit den Pulpalücken reichlich communicirender venöser Anfänge (Rinnsale der Pulpa).

Eine besonders intensive Wucherung von gefässwandständigen Zellen an der Venenseite ist nirgends zu bemerken, so dass von den Venenwänden aus sicher nicht eine intensive Vermehrung des Pulpagewebes erfolgen kann.

Andererseits finden wir um die Endigungen der arteriellen Bahn Herde jugendlichen, zelligen Gewebes mit Kernfiguren, die als Keimbezirke erscheinen. Der Gedanke liegt nahe, dass von ihnen aus die Pulpa besonders erheblichen Zuwachs erfährt und dass sich zugleich mit der neuen Pulpa auch neue Uebergänge der arteriellen Bahn in die Pulpalücken bilden, indem ja frühzeitig diese Capillarhülsen nur eine lockere Umgebung für den Blutstrom bilden und früh Lücken zeigen, die nach aussen allmählich weiter werden, innen aber durch feine Communicationen mit der arteriellen Bahn zusammenhängen.

Es liegen nun bestimmte Beweise dafür vor, dass eine Auflösung der Hülsen in Pulpagewebe wirklich stattfindet, indem an älteren Kätzchen alle Stadien der peripheren Auflösung in weitmaschiges Pulpagewebe bis zur völligen Aufbrauchung der Capillarhülsen gefunden werden. Andererseits sind, abgesehen von den Wucherungserscheinungen der Gefässwand, die sich in den Capillarhülsen und im

Anschluss an dieselben zeigen, nirgends sonst Zeichen zu sehen, die als secundäre Gefässbildung gedeutet, oder mit diesem Vorgang verglichen werden könnten. Im Allgemeinen geschieht wohl auch an der arteriellen Seite die Vergrösserung des Arterienbaumes nur zum Theile durch interstitielles Wachsthum. Mit letzterem combinirt sich wohl eine Hinzufügung neuer Endstücke, eine Neubildung von Endverzweigungen, während die rückwärts liegenden Theile nicht bloss der Länge, sondern auch der Dicke nach wachsen und aus feineren Gefässen überall zu gröberen werden.

Da nun kaum eine andere arterielle Endigung als diejenige mit Capillarhülsen zu einer gewissen Zeit besteht, so muss zu dieser Zeit gerade in den Capillarhülsen die Hinzufügung neuer Endtheile sich abspielen.

Verlockend ist es auch, das Gewebe, wenigstens der jungen Capillarhülsen, dem Zellmaterial, das anderwärts zur secundären Gefässbildung verwendet wird und zu Gefässsprossen auswächst, gleichzusetzen, nur dass dieses Material lockerer ist und nicht bloss trichterartig ausgehöhlt, sondern mehrfach kanalisirt wird, sich auch nicht mit einem zweiten anliegenden Spross zur Schlinge verbindet, sondern in Pulpagewebe übergeht und die durchströmende Flüssigkeit auf mehrfachen Wegen in die Pulpa gelangen lässt.

Vielleicht lassen sich übrigens auch bei der gewöhnlichen secundären Gefässbildung Anklänge an solches Verhalten finden. (Es ist dies eine der Revision bedürftige Frage.)

Die Hauptfragen die sich nun aufdrängen sind folgende:

1) Erfolgt im Allgemeinen eine Festigung und Verlängerung der Wände der Capillarhülse? Wie bleibt dann die rundliche Form der Hülsen erhalten und wie wird eventuell ihre Vergrösserung verhindert, ihre Zahl vermehrt. Erfolgt beim Kätzchen Verlängerung und Festigung der Gefässwand und Auflösung der Peripherie in Pulpagewebe wesentlich von der Stammseite her, unter Auflösung des aussen gelegenen Hülsengewebes (Uebergang in Pulpa) — und ein Wachsthum des Herdes an der von dem Stamm mehr abliegenden Seite?

Auf diese Weise wäre eine Spaltung anfänglich einheitlicher Herde, von der Wurzel (Stiel) aus und eine Vermehrung der Zahl der Herde möglich. Bei dem Kätzchen scheint sich dies in Wirklichkeit so abzuspielen.

Es könnten sich diese Herde dabei ganz auflösen aber auch längere Zeit constant halten, obschon sie dabei fortwährend zur Bildung der Gefässe und Pulpa beitragen, indem an der einen Seite durch Wucherung ersetzt wird, was auf der andern Seite zur Pulpabildung verbraucht wird. Dabei würden die Herde sich

absolut von den Arterienwurzeln entfernen, stromabwärts rücken resp. sie könnten immer an gleich weit entwickelten Stellen der arteriellen Gefässe, z. B. an den Enden der Capillaren verbleiben. Ferner könnte die Zahl der Hülsen zeitweise constant bleiben, indem entsprechend der Zahl der sich in Pulpa auflösenden Capillarhülsen auf Grund des schon vorhandenen Blastems durch Spaltung oder Abspaltung sich neue bilden.

(Der Zeit der Abnahme der Zahl der Capillarhülsen geht thatsächlich eine Zeit der Constanz, und dieser eine Zeit der Vermehrung der Zahl voraus.)

Wie nun die grössere Zahl aus einer kleineren Zahl durch Auflösung von der Stammseite her sich bildet, so könnte die Bildung der ersten umschriebenen Hülsen durch Sonderung eines einheitlichen continuirlichen Keimgewebes entstanden sein, das den Raum zwischen den Endverzweigungen der Arterien und Venen ganz ausfüllte und lückenhaft canalisirt war.

Es scheint aber thatsächlich auch eine Auflösung resp. eine Lappung und Zerspaltung der Capillarhülsen (des Pulpa- und Gefässwand-Keimgewebes) von der Peripherie her statt zu finden. So erklären wir uns das Länger- und Deutlicherwerden von Verlängerungen des Capillarhülsengewebes in der Richtung der Hauptbahn, die successive Verlängerung, Festigung dieser Verlängerung und Umbildung zu einem nackten Gefäss, welches den Rest des Keimgewebes, die Capillarhülsen überragt. Soll dann aber der hiluswärts gelegene Bezirk nicht an solchen Hülsen verarmen, so müsste ein allseitiges Vorwachsen der Capillaren in sämmtliche Regionen der Milz hinein möglich sein.

Eine andere Möglichkeit ist endlich die, dass nach gänzlicher Auflösung einzelner Capillarhülsen und Consolidirung der Bahnen nachträglich an einer rückwärts oder vorwärts liegenden Stelle der Wand der nackten arteriellen Bahn ein neuer Wucherungsherd auftritt. Es ist wohl möglich, dass solches vorkommt, aber doch wohl nur Capillaren, die noch einen jugendlichen Charakter haben. Die Frage ist namentlich, wie weit stammaufwärts solches noch möglich ist. Dann kann die Möglichkeit der Spaltung und Rückbildung von der Peripherie aus rückwärts in einzelnen Fällen in Frage kommen.

2) In allen Fällen, wo von beschränkter Stelle aus ein Wucherungsherd auswächst, kann nun derselbe sehr wohl

von Anfang an als sich ausbreitender Knotenpunkt des Pulpanetzes mit diesem in Continuität stehen und bleiben; dabei könnte er aber doch mehr oder weniger die Umgebung verdrängen und bei Seite schieben, und sich das eine mal in Folge dessen schärfer, das andere mal weniger scharf abgrenzen.

Ebenso könnte aber auch in allen solchen Fällen diese Wucherung von vorn herein sich frei gegen Pulpa oder Venenlücken verschieben, gleichsam als Sprosse in Lücken auswachsend.

Soweit wir gesehen haben, kommt von diesen Möglichkeiten beim Kätzchen namentlich die erstere in Betracht, ohne dass wir uns aber in dieser Frage bestimmt äussern könnten.

3) Dabei ist nun festzuhalten, dass die Wucherung der Wandzellen der arteriellen Endbahnen ein selbstständiger Prozess sein kann, und nicht immer die Canalisation im gleichen Verhältniss mit der Wucherung vorzuschreiten braucht. Wovon hängt es nun ab, ob solche Lücken sich entwickeln oder nicht, ob der Herd sich festigt oder lockert, ob dies im Centrum oder an der Peripherie geschieht, ob er grösser wird oder nicht, ob er sich schärfer abgrenzt oder nicht? Warum werden die Herde im Allgemeinen kugelig, zu gleicher Zeit annähernd gleich gross, warum sind sie gleichmässig durch den ganzen Raum der Milz vertheilt?

Einer der Faktoren, der hierbei jedenfalls eine Rolle spielt, ist die verschieden grosse Proliferationsfähigkeit des gefässwandständigen Gewebes; ein zweiter die grössere und geringere Raschheit, mit welcher an dem wuchernden Blastem sich pheriphere Stützsubstanzen differenziren, so dass das Blastem sich zu einem fester geordneten Stützgewebe umwandelt. Von Einfluss sind dann aber drittens wohl die Gefällverhältnisse der in der jugendlichen Gewebsmasse von aussen oder innen her sich ausbildenden Flüssigkeitsströme.

Wir wagten der Vermuthung Raum zu geben, dass ein junges Blastem von bestimmter Weichheit bei grösserem Unterschied des mitten durchgehenden und der aussen vorbeigehenden Flüssigkeitsströme leichter kanalisirt und in ein Netz ausgeweitet wird, als wenn dieser Unterschied gering ist. Dabei kommt wohl auch hier, wie bei wirklichen Gewässern, der grösseren lebendigen Kraft auch hauptsächlich die w e g s p ü l e n d e, w e g b a h n e n d e, a u s g r a b e n d e Wirkung zu, also an Stelle des grössten

Gefälles und der grössten Stromgeschwindigkeit, und es vertieft sich auch hier wohl (resp. erweitert sich) das Strombett fortschreitend stromaufwärts, während oberhalb der noch nicht überwundenen Widerstände Stauung und Druckausgleich stattfindet. Es wird aber auch eine bestimmte Grösse des Gefälles und der Strömungsgeschwindigkeit dazu gehören, damit überhaupt kleine Saftkanäle über ein gewisses Maximum hinaus erweitert werden, von wo an Erweiterung zur vollständigen Ausweitung und Sprengung des Blastems in Pulpanetz führen muss, während vorher der Zusammenhang erhalten blieb. Das führt weiter zu der Ueberlegung, dass die arterienwärts, d. h. stromauf fortschreitende Umwandlung des Blastems in Pulpa nicht über eine gewisse Strecke weit von den Stellen minimalen Druckes der schon gebildeten Pulpa aus weiter gehen kann, weil jenseits dieser Grenze bei Längerwerden des Stromweges ohne entsprechende Vergrösserung der Druckniveaudifferenz das Gefälle zu klein wird, um das junge Gewebe zu sprengen. Auf Grund dieser Ueberlegungen wird verständlich, dass bei dem Kampf zwischen gewebsfestigenden und gewebssprengenden Prozessen ziemlich scharfe Grenzlücken entstehen zwischen dem Gebiet, wo der eine, und demjenigen, wo der andere Prozess den Sieg davon trägt.

Ferner versteht man, dass da, wo das Proliferationsgewebe an arteriellen Stromwänden überall ähnlich beschaffen ist, anderseits die Zwischenräume zwischen dem Arterienbaum überall gleich entlastet sind — dass da auch überall annähernd gleich breite Pulparäume entstehen müssen, dass ferner die sich fest erhaltenden Capillarhülsenbezirke um so mehr überall Kugelgestalt und gleiche Grösse annehmen werden, und wie Beeren an Stielen hängen müssen, je mehr und gleichmässiger die Wucherungsfähigkeit auf die Endbezirke der arteriellen Bahnen beschränkt ist.

Endlich machen diese Ueberlegungen noch verständlich, warum bei frühzeitiger Entwickelung von Trabekeln, zu einer Zeit, wo das Capillarhülsengewebe noch jugendlich ist, mitten durch die Substanz der Milz hindurch besonders gut entlastete, hirnsinusartige Venenabzugskanäle geschaffen sind, und aus der Pulpa, wenigstens bei pulsatorischer Drucksteigerung, nach den Venen hin ein leichterer Abfluss mit stärkerem Gefälle zu Stande kommt, als ohne die Trabekelbildung — dass hier das Capillar-

hülsengewebe besonders stark und weithin von der Peripherie an beginnend, gesprengt wird, ja dass ferner geradezu die Auflösung der Capillarhülsen mit dem Fortschritt der Trabekelbildung gleichen Schritt hält, dass die Capillarhülsen dabei kleiner bleiben resp. statt zugleich mit der Milz zu wachsen sich spalten und theilen, während anderseits bei unvollkommener oder fehlender Trabekelbildung die Capillarhülsen besser erhalten bleiben, sich festigen, schärfer abgrenzen und auch nach Massgabe des Wachsthums des ganzen Organes unter Umständen sich vergrössern.

Zusammenfassung: Dies ist unsere Hypothese, nach welcher die jungen Capillarhülsen als Proliferationsherde aufgefasst werden, welche durch die durch sie hindurchgehende Filtration kanalisirt und unter Umständen von der Peripherie an beginnend gesprengt und in Pulpagewebe aufgelöst werden, während central und unter Umständen vielleicht auch an gewissen Stellen der Peripherie die Wucherung weiter gehen kann. Je nach Umständen erfolgt nun Festigung der axialen und centralen Theile, das eine Mal in grösserem Umfang, das andere Mal in geringerem. So erfolgt durch Umwandlung in festes Gewebe in einigen Fällen die Bildung constanter polsterartiger Gebilde, welche vielleicht nur noch die Funktion der Einengung der Pulpaströme haben; in anderen Fällen handelt es sich um provisorische Bildungen, die mit Aenderung der Strömungsverhältnisse (Trabekelbildung u. s. w.) verschwinden, sei es spurlos, sei es, dass ihre Axentheile sich zu Adventitien festigen.

Ich habe im Vorigen die Hypothese, wie sich H. Prof. Strasser die Art und Weise der Umwandlung der Capillarhülsen im Pulpagewebe mechanisch erklärt, wörtlich wiedergegeben. Zum Beweise ist nun freilich erst noch Manches festzustellen. Wir behalten uns in dieser Beziehung gemeinsame Untersuchungen vor.

Von ganz besonderer Bedeutung für die in Rede stehenden Fragen ist die Untersuchung der ersten Bildung des Milzgewebes und der ersten Entstehung der Capillarhülsen. Es steht der Nachweis aus, dass und wie (im Anfang wenigstens) ein jugendliches Blastem zwischen die arteriellen und venösen Endigungen eingeschaltet ist. Gerade dies ist in der vorliegenden Arbeit noch nicht verfolgt worden.

Anhang.

Leukocyten der Milz.

Die Kenntniss der einschlägigen Litteratur setze ich als bekannt voraus[1]).

In Beziehung auf die Technik möchte ich kurz erwähnen, dass selbst bei reichlichem Material nur eine relativ kleine Zahl von Objekten tadellos aus der Conservirung hervorgeht.

Die besten Resultate erhielt ich durch Injektion von Säuregemischen in die Gefässe der Milz. Es wurden hierzu vorwiegend die Venen gewählt. Fast durchweg wurde Chrom-Osmium-Essigsäure in schwächerer Concentration Flemmings angewandt. Die Flemming'sche Anilinfärbung kam dagegen selten zur Anwendung, weil es mir nicht nur auf die Struktur der Kerne, sondern auch auf die Lagebeziehungen der Kerne resp. Zellen zu den Gefässen, dem Pulpanetz u. s. w. ankam, wozu diese Tinktion eben nicht genügt. Aus dem gleichen Grunde wurde auch öfters nach Pfitzner's Methode conservirt, d. h. es wurden die in der Säure fixirten Stücke auf kurze Zeit in Müller'sche Flüssigkeit gelegt. Die so gewonnenen Präparate färben sich schön und gleichmässig, auch mit Hämatoxylin und neutralem Carmin, was bei Säurepräparaten bekanntlich öfter nicht gelingt. Es ist aber eine genaue Ueberwachung der Einwirkungsdauer der Reagentien von Nöthen, da recht oft eine Quellung des Chromatins die Präparate unbrauchbar macht. Jedenfalls sind die schönsten meiner Präparate auf diese Weise gewonnen.

Eine Achromatinfixation jedoch anzunehmen, wie es Pfitzner thut, habe ich keinen Grund, den Vortheil dieser Methode suche ich nur in der gründlichen Auswaschung der Säure aus dem Präparate.

Dagegen zeigte sich, dass die Müller'sche Flüssigkeit vermöge des darin enthaltenen Glaubersalzes in anderer Weise specifisch wirkt. Sobald nämlich das Glaubersalz in stärkerer Concentration auf die Präparate eingewirkt hat, sind die Kernkörperchen befähigt, das (wasserlösliche) Eosin aufzunehmen. Diese

1) Bemerkt muss werden, dass ich selbst das Juniheft 1889 der Wiener Sitzungsberichte (mit einer einschlägigen Arbeit F. Müller's) hier bis jetzt noch nicht erhalten konnte.

rothe Färbung sticht dann gegen die von mir angewandte Hämatoxylinfärbung des Chromatingerüstes schön ab. Es zeigen sich diese Kernkörperchen in der Form von einem oder mehreren vorwiegend central gelagerten, von dem Chromatingerüst gefassten Substanzklümpchen in den Stadien des ruhenden Kernes und der Knäuelfiguren vor und nach der Theilung, nicht in den Stadien der Theilung, wo die Schleifen sternartig um einen oder zwei Pole angeordnet sind. Dagegen halten in diesen Stadien die Schleifen selbst nicht bloss das Hämatoxylin, sondern stärker das Eosin fest, so dass die von mir als Kernkörperchen gedeutete Substanz, die während des Hauptaktes der Theilung verschwindet, in die Substanz der Schleifen aufgenommen zu werden scheint. Es entspricht dies genau den Angaben Reinke's, nach Befunden an Präparaten anderer Conservirung und anderer Färbung. (Ebenso färben sich auch abgestorbene Kerne.)

Diese Tinktion gelang mir gewöhnlich auch auf folgende einfache Weise: Schnitte, gleichviel welcher Conservirung, werden in (altem, sehr verdünntem Delafield'schem) Hämatoxylin gefärbt, ausgewaschen, dann nachgefärbt in wässeriger Eosinlösung, dem eine Dose Glaubersalz zugesetzt wurde. (Ich kann diese Tinktion auch für Hodendoppelfärbungen empfehlen; es färben sich dort ausser den genannten Substanzen schön roth die Spermatozoën.)

Befund.

Löwit hat bekanntlich zwei Leukocyten-Typen aufgestellt: Erythroblasten und Leukoblasten.

Für den Kern der Erythroblasten giebt derselbe einen charakteristischen netzförmigen Bau (eventuell mit Verdickungen) und das Fehlen eines Nucleolus an. In dem Kern der Leukoblasten sieht er ein System radiär gestellter Stützstrahlen, die von einem in der Mitte liegenden Chromatinhaufen ausgehen und nach der Kernperipherie zu in kleinen Chromatinhäufchen enden.

Ich habe nun mit absoluter Deutlichkeit die typischen Bilder von Löwit's Leukoblasten gesehen. Es gelang mir ferner, die Vermuthung Löwit's, dass diese Nucleolen eben wirklich Nucleolen seien, durch distinkte Tinktion nachzuweisen.

Auch in Betreff der Erythroblasten glaubte ich eine

Zeit lang Löwit's Angaben beistimmen zu müssen. Ich konnte nämlich nicht an allen Leukocyten Kernkörperchen nachweisen. Es zeigten sich zwar klümpchenartige Verdickungen des Kerngerüstes, die in ihrer Tinktion aber nicht von der des Kerngerüstes verschieden waren. Dann glaubte ich bei menschlichen Embryonen Erythroblasten gefunden zu haben. Es zeigten sich hier nämlich neben den deutlichen Typen der Leukoblasten, also grösseren Kernen mit klarem Chromatingerüst und Nucleolen, kleinere Kerne, die entweder absolut diffus tingirt waren, oder in denen noch ein enges aber verwischtes Chromatingerüst, ohne Nucleolen, sichtbar war. Ich glaubte nun, da menschliche Milzen nie frisch zur Conservirung kommen und diffuse Tinktion der Kerne allgemein als Absterbeerscheinung vorkommt, allerdings hier eine postmortale Veränderung vor mir zu haben, aber im Hinblick auf die gute Erhaltung der Struktur der Leukoblastenkerne vermuthete ich, dass die Veränderungen sich nur an einer gewissen Sorte von Leukocyten geltend machen, welche allenfalls den Löwit'schen Erythroblasten entsprechen können. Es würde dann diese früh auftretende Veränderung ein weiteres Charakteristicum der Erythroblasten darstellen.

Dieser Schluss ist nun an sich, wie mir jetzt scheint, nicht zwingend, da der Einwand nicht widerlegt werden kann, es handle sich hier um verschiedene Abänderungsgrade der gleichen Leukocytenart, nämlich der „Leukoblasten".

Ich vermag also das Vorkommen einer zweiten, von den „Leukoblasten" specifisch verschiedenen Leukocytenart zur Zeit weder bestimmt zu beweisen, noch mit Sicherheit zu bestreiten. Wenn nun aber Löwit meint, dass von den zwei Formen, die hier allein in Betracht kommen, die eine Art, die ohne Kernkörperchen, sich indirekt theilen, die anderen direkt, so kann ich ihm hierin nicht folgen. Denn gerade diejenige Art, die sich direkt theilen soll, die Leukoblasten mit Nucleolen, habe ich in indirekte Theilung übergehen sehen. Und dabei habe ich öfter noch im Stadium des segmentirten Mutterknäuels die Kernkörperchen erhalten gefunden (s. Fig. 13 Taf. XXIII).

Andererseits bin ich aber auch gegen die Bilder, welche eine direkte Theilung beweisen sollen, recht misstrauisch gewor-

den, seitdem ich mit den Fixationsmitteln injicire und fast alle zur Bewegung befähigten Zellen gleichsam auf Wanderung ertappe. Man sieht da alle möglichen Bilder, die eine direkte Theilung oder deren Beginn vortäuschen; Einschnürung des Zellleibes, des Kernes und des Kernkörperchens, s. Fig. 7 und 8 Taf. XXIII. Ein Bild aber, welches für eine wirklich vollendete Kerndurchschnürung beweisend ist, also getrennte Kerne in einem durch eine schmale Brücke verbundenen Zellleib, habe ich am *fixirten Präparate* nie mit genügender Deutlichkeit gesehen.

Ich habe wohl an *sogenannten* überlebenden Präparaten solche Durchschnürungen unter dem Mikroskop sich vollziehen gesehen, was aber natürlich keinen Schluss erlaubt auf ein *häufiges Vorkommen* dieses Prozesses unter normalen Bedingungen.

Noch ein weiterer Punkt kommt hier in Betracht. Wir haben in den Keimcentren der Milz ein abgegrenztes Feld, in dem wir eine recht beträchtliche Menge von Mitosen *beweglicher* Zellen finden. *Hier müssten wir nun auch eine wenigstens eben so reichliche Menge von „Erythroblasten“ finden, und das ist nun eben nicht der Fall.* Wenn ich nun von all den Leukocyten, deren Kerne klein, und bei engem Chromatingerüst dunkel tingirt sind und in denen kein Kernkörperchen sich nachweisen lässt, alle diejenigen abrechne, deren Kerne sich später bei Anwendung der Oelimmersion als Tochterknäuel erwiesen haben, — so bleiben sehr wenige übrig. Aber auch diese wenigen, von den *Löwit*'schen „Leukoblasten“ abweichenden, ruhenden Zellen der Keimcentren könnten junge Zellen (Tochterzellen) sein, deren Kern noch klein ist, so klein, dass das darin enthaltene Kernkörperchen nicht gesehen werden kann, oder in denen vielleicht ein Kernkörperchen noch nicht gebildet ist.

Wir finden nämlich bei der karyokinetischen Theilung der Leukocyten der Milz bedeutende Schwankungen gegenüber der Norm. So finden wir also zunächst einmal eine sehr lange Persistenz des Nucleolus bis in das Stadium des segmentirten Mutterknäuels fast als Regel. Es kann sich ferner der Nucleolus später als in der Norm oder früher wieder bilden. Fast als Regel kann die frühe Theilung des Zellleibes schon im Stadium des Diasters gelten (Fig. 16, Tafel XXIII), (welche schon von anderer Seite erwähnt wurde). Ebenso findet sich öfter eine einseitig verzögerte Umordnung (s. Fig. 15, Tafel XXIII). Auch

der relativ kurzen Spindel möchte ich Erwähnung thun (Fig. 14). Es war diese Kürze vielleicht der Grund, dass Arnold dieselbe in der Milz vermisste (oder selten fand?).

Ebenso möchte ich an dieser Stelle auch der eigenthümlichen Figuren 11 und 12, Tafel XXIII gedenken, welche wohl der von Reinke als neue Form der Mitose bezeichneten Rad- oder Melonenform entspricht. (Reinke giebt kein Bild; nach seiner Beschreibung glaube ich aber dieselbe in meinen Bildern zu sehen.)

Vom einen Pol, an welchem der oder die Nucleolen liegen, zieht zu dem anderen ein System gleich dicker (manchmal verzweigter) Chromatinfäden. Es ist diese Form, wie auch Reinke angiebt, zwischen Ruheform und Knäuel eingeschaltet.

Weitere Schicksale der in den Keimcentren gebildeten Leukocyten.

Ich will kurz das Resultat vorweg nehmen:

Es scheint mir, dass die innerhalb der Keimlager gebildeten Zellen zu einem grossen Theile sofort in der Pulpa zu Zellen werden, die den Ehrlich'schen eosinophilen Zellen und den Schmidt-Semmer'schen Leukocyten gleichzusetzen sind. Die Körner dieser Zellen tingiren sich mit den von Ehrlich als Reagentien für Hämoglobin angegebenen Farbstoffen. Am nicht tingirten Präparate zeigt der Zellenleib eine ähnliche grünliche Tinktion wie die rothen Blutscheiben.

Meine Befunde sind nun folgende: Rings um die Keimlager der erwachsenen Milz der Katze finde ich einen dichten Kranz von Zellen mit polymorphem oder mehrfachem Kern[1]).

Soweit ich mit meinen Vergrösserungsmitteln die Kernstruktur in den gelappten Kernen oder in den einzelnen, oft recht kleinen Kernstücken erkennen kann, halte ich sie für die gleiche, wie in den Leukocyten der Keimlager. Ich sehe Kernkörperchen, gefasst von Stützstrahlen, die an ihrem peripheren Ende, an der Kernmembran in Chromatinklumpen enden. Der Zellleib erscheint verschieden, je nach dem angewandten Conservirungsmittel. In

1) Einen wirklichen Lochkern (s. Flemming's u. Reinke's Arbeit) habe ich an dieser Art Zellen nicht beobachtet.

Chrom-Osmium-Essigsäure-Präparaten, in Trockenpräparaten und im überlebenden Zustande scheint derselbe aus einzelnen groben Granulis zu bestehen. Es entsprechen aber diese Granula hier nicht optischen Durchschnitten von Stäbchen, wie sich solche in den gleichen Elementen der Vögel finden. Diese Granula zeigen an denjenigen Chrom-Osmium-Essigsäure-Präparaten, in denen die Farbe der rothen Blutscheibe erhalten ist, den gleichen Farbton wie diese. Färben wir nun noch den Zellenleib mit Eosin, so nehmen gerade die genannten Granula und nur diese die Farbe intensiv an. Diese Eosinfärbung zeigt sich rein und schön am Trockenpräparate, wie dies Ehrlich für die eosinophilen Zellen angegeben hat. Nach Sublimat-Conservirung und Anwendung der Ehrlich-Biondi'schen Tinktion finde ich (ebenso wie Pouchet und Hoyer), dass diese Granula sich mit Aurantia tingiren, welches von Ehrlich als Reagens für Hämoglobin angegeben wurde und von anderer Seite als solches anerkannt ist. Auch pikrinsaures Ammoniak wurde von Ehrlich als Reagens auf Hämoglobin angegeben. Es färben sich auch in diesem Farbstoff die Granula intensiv gelb. (In wieweit auch heute noch Ehrlich in den genannten Stoffen Reagentien auf Hämoglobin sieht, vermag ich nicht anzugeben, da mir die diesbezüglichen Arbeiten Ehrlich's nicht zu Gebote stehen.) Merkel's und Merbel's Tinktion habe ich ebenfalls angewandt und erhielt die Granula bald grünlich, bald mehr bläulich, aber stets im Farbton der rothen Blutkörperchen.

Auch an Chromkalipräparaten kann man diese Zellen erkennen, doch ist die Granulirung nicht so prägnant wie an Säurepräparaten. Die Zellen zeigen nicht so deutlich das Bild der „Brombeere" (Ehrlich), sondern erscheinen mehr abgerundet. Hingegen zeigt sich an derlei Präparaten besonders schön der grünliche Eigenton des Zellenleibes. Es ist dies von besonderem Interesse, da von vielen Seiten, und auch neuerdings erst von Bizzozero das Chromkali resp. die Müller'sche Flüssigkeit als ein Fixationsmittel für Hämoglobin anerkannt wurde[1]).

Färben wir nun an diesen Präparaten die Zellenleiber mit

---

1) Genau genommen findet allerdings eine Umwandlung in Met-Hämoglobin statt.

neutralem Carmin, so bleiben diejenigen farblos, die grünlich erscheinen, selbst dann noch, wenn die anderen bereits intensiv tingirt sind.

Zugleich mit diesen vollständig von Carmin frei bleibenden Zellen mit grünlichem Protoplasma finde ich aber eine gleich grosse Menge, die alle Uebergänge von schwacher Carmintinktion resp. dem grünlichen Naturton bis zu tief dunkler Färbung zeigen. Dabei ist von entscheidender Bedeutung, dass die mit Carmin tiefer tingirten Zellenleiber einen einfacher gestalteten, die farbloseren einen gelappten oder getheilten Zellkern aufweisen. Bei den wenig und nur spurweise tingirten glaube ich zu sehen, dass sich der zwischen den Granulis liegende Theil des Zellleibes gefärbt hat (der sich eben nicht mit Eosin u. s. w. tingirt).

Da nun, wie gesagt, an Chromkalipräparaten eine undeutlichere Körnerstruktur an diesen Zellenleibern sich zeigt, als an den Osmium-Präparaten, so könnte man den Schluss ziehen, dass Chromkali ein schlechtes Fixationsmittel für diese Granula sei, trotzdem es sonst ein gutes für rothe Blutkörperchen ist. Doch muss unterschieden werden zwischen dem Werth eines Reagens für die Erhaltung der Form und Struktur und dem eines Reagens zum Nachweis der besonderen chemischen Substanz.

Wenn wir nun auch bei Chromkali auf die genaue Erhaltung der Struktur verzichten müssen, so ist doch die Farbenreaktion fein und empfindlich, so dass wir auf das Vorhandensein bestimmter, durch die betreffende Farbe gekennzeichneter, protoplasmatischer Bestandtheile (Hämoglobin oder eines Derivates) schliessen dürfen. Die ungenaue, verwaschene Zeichnung der Granula führe ich auf Quellung zurück.

(Versuchen wir auch an Chrom-Osmium-Essig-Säure-Präparaten die Tinktion mit neutralem Carmin, so gelingt diese gewöhnlich nur an solchen, die nach Pfitzner nachträglich noch kurz mit Müller'scher Flüssigkeit behandelt sind. Ich habe hier ähnliche Resultate erzielt wie an Chrom-Kali-Präparaten.)

Ich glaube hiermit annehmen zu dürfen, dass wir in den Granulis dieser eosinophilen Zellen Hämoglobin oder ein Derivat derselben vor uns haben. Bei den Zellen, deren Leib sich noch intensiv mit Carmin tingirt, haben wir auch noch einen einfachen Kern. Je blasser der Zellenleib sich färbt, desto vorgeschrittener ist die Fragmentirung des

Kernes: wir finden erst Zwei, dann Vier- oder auch Mehrfachtheilung.

Unter diesen granulirten Zellen haben wir nur die mit gleich grossen Granulis im Auge. Daneben finden wir nun, beiläufig gesagt, noch eine zweite Art beweglicher Zellen mit ungleich grossen Granulis. E. Hoyer rechnet diese auch zu den eosinophilen Zellen. Ich will nun nicht leugnen, dass diese Zurechnung in vielen Fällen richtig sein mag, in anderen Fällen wiederum liegt entschieden eine Verwechselung vor mit Flemming's Zellen, die tingible Körner enthalten. Die Unterscheidung beider ist nicht schwer zu treffen, da die Zellen mit tingibeln Körnern fast durchweg einen einfachen Kern haben, die mit Granulis einen mehrfachen.

Am Chrom-Osmium-Essig-Säure-Präparate, das nach Pfitzner nachbehandelt ist, zeigen diese tingibeln Körner auch eine intensive Eosin-Färbung, wenn alle anderen Zellenleiber farblos sind[1]). Es ist dies gewöhnlich nicht der Fall an Trockenpräparaten, von welchen allein die Befunde Ehrlich's herrühren.

Was zunächst noch den Punkt betrifft, ob diese Art Zellen wirklich in den Keimlagern gebildet werden, so spricht hierfür eben, und wie mir scheint, auch genügend beweiskräftig die dichte Lagerung um diese Keimlager. Immerhin könnte eingewendet werden, dass sie dorthin durch die Milzarterien geführt wurden. Ich habe auch wirklich in manchen Fällen innerhalb der geschlossenen Arterienbahn der Milz solche Zellen gesehen. Die Zahl der eosinophilen Zellen, die im Kranze um die Keimlager liegen, ist aber eine zu bedeutende, als dass sie allein darauf zurückgeführt werden könnte, besonders da die Stellen, wo sie liegen, nicht etwa Stellen sind, wo der Blutstrom stagnirt, sondern solche, wo der Flüssigkeitsstrom vom Inneren der Keimlager her wegspülend wirkt, wo ferner die arterielle Injektionsmasse zuerst in die Pulpa tritt. Ferner ist dafür, dass diese Zellen überhaupt in der Milz gebildet werden, von Bedeutung, dass sie in wirklich verblüffender Menge an und in den Venenanfängen liegen. Spricht das Angeführte für die Abstammung der Zellen aus den Keimlagern, so fehlt andererseits der Beweis der Umbildung von Keimlagerzellen in granulirte, eosinophile Zellen mit Kernfragmentirung.

---

1) Es finden sich diese Zellen mit tingibeln Körnern auch reichlich in den Keimcentren, die eosinophilen Zellen dagegen nie.

Die Zellen in den Keimlagern theilen sich mitotisch. An deren Zellenleib habe ich, so lange sie innerhalb des Keimcentrums liegen, nie eine Granulirung wahrgenommen[1], ebensowenig eine Kernfragmentirung. Es müsste mithin in der dunkeln Zone die Umwandlung vor sich gehen; es würde das zusammenfallen mit der Zeit, wo die vorderen Zellen zuerst direkt mit dem circulirenden, intermediären Blutstrom in Berührung kommen.

Bei der enorm dichten Lagerung in eben der dunkeln Zone, der Kleinheit der Zellen und dem ohnehin noch schmalen Protoplasmasaum und ferner bei der grossen Schwierigkeit, eine wirklich gute Fixirung und zugleich Färbung des Protoplasma herzustellen, bin ich nicht im Stande meine Annahme zu beweisen.

Ein Einwurf, den nun Heidenhain und Hoyer erhoben haben, betrifft die Frage, ob diese Zellen nicht dem Untergang geweiht sind? Heidenhain giebt eine tiefe Tinktion als charakteristische Erscheinung bei „in der Wärme absterbenden Zellen“ an. Eine ähnliche Angabe findet sich auch schon früher bei Ehrlich. Dagegen scheint mir nun entschieden die Thatsache zu sprechen, dass diese Zellen massenhaft in den Venenanfängen liegen. Auch wenn sich nachweisen lässt, dass diese Zellen aus den Keimlagern stammen, so spricht das ebenso gegen die Annahme des Absterbens, denn ein so rasch und häufig auftretender Zerfall der soeben neu entstandenen Zellen wäre doch etwas eigenthümlich.

Ein weiterer Einwurf wird den „grünlichen Naturton“ betreffen. Es wird entgegengehalten werden, dass bei Erkennung solcher feiner Farbnüancen leicht Täuschungen mit unterlaufen können, insbesondere da die Gebilde sehr klein sind. Wir müssen im Allgemeinen vollkommen dem beistimmen, was Bizzozero über diesen Punkt sagt (Mikroskop. Archiv 35). Täuschungen werden auch häufig dadurch hervorgerufen, dass rothe Blutscheiben über der betreffenden Zelle, darunter oder auch nur daneben liegen. Indessen ermöglichen Vorsicht, Selbstkritik und Uebung ein sicheres Urtheil, so dass ich insbesondere den zuletzt erwähnten Täuschungen sicher nicht zum Opfer gefallen bin. Dass

---

1) Auch E. Hoyer sieht Kerne eosinophiler Zellen in den Keimcentren.

diese „grünlich erscheinenden Gebilde“ sich gerade auch mit den für Hämoglobin charakteristischen Farben tingiren, muss als eine sehr bemerkenswerthe und wichtige Thatsache hervorgehoben werden.

Nach dem Vorausgeschickten halte ich das Vorhandensein eines besonderen Stoffes in diesen Zellen, der in seinen Reaktionen dem Hämoglobin der rothen Blutkörperchen gleicht, für erwiesen. Ich werde diese Zellart der Kürze halber als „Erythrocyten“ bezeichnen. Ich will mir auch erlauben, den betreffenden Stoff der Granula bis auf weiteres als Hämoglobin zu bezeichnen, wenn auch der vollkommene Beweis der Hämoglobinnatur noch nicht erbracht ist [1]).

Die Fragen, die sich nun zunächst aufdrängen, sind, woher dieses Hämoglobin stammt; dann, ob diese Zellen auf dieser Stufe der Entwickelung bleiben, oder ob sie vielleicht als Vorstufen rother Blutscheiben betrachtet werden dürfen.

Was zunächst die erste Frage betrifft, so wird man vor Allem daran denken, dass diese Hämoglobingranula durch Phagocytose aufgenommene und halbverdaute, zertheilte, zertrümmerte Blutkörperchen darstellen. Es müsste sich dann eine Reihenfolge von Zellen finden lassen, in denen wir Schritt für Schritt diesem Verdauungsgang folgen könnten. Wir müssten finden: ganze Blutscheiben, grosse Granula, kleine Granula. Der schliessliche Ausgang in Pigmentbildung wäre wohl der einzig zu erwartende.

Ich glaube diesen Vorgang der Phagocytose allerdings sich abspielen zu sehen, aber er steht ganz ausserhalb, er erfolgt ganz unabhängig von diesen Erythrocyten. Man sieht nämlich in der That einzelne grosse Granula oder Partikel in Zellenleibern, welche die verschiedenen Hämoglobinfärbungsmittel besonders intensiv annehmen, dieselben aber auch behalten, wenn rothe Blutscheiben und Erythrocyten längst entfärbt sind. (Sie theilen diese Eigenschaft bei verschiedenen Tinktionen mit den „tingibeln Körpern“ Flemming's, von denen ich sie zu unter-

1) Die „Cyanmethämoglobinmethode“ (Kobert), welche den evidenten chemischen Nachweis liefern könnte, gelingt nicht an unversehrten Blutkörperchen resp. Erythrocyten.

scheiden öfter überhaupt nicht im Stande bin.) Ich finde diese Gebilde besonders reichlich in pigmenthaltigen Milzen, wo also auch das letzte Stadium des vermutheten Prozesses vorhanden ist (während ich in absolut pigmentlosen Milzen die Erythrocyten gleich häufig wie in pigmenthaltigen finde).

Ueberhaupt liegen hier alle geforderten Stadien der Reihe vor. Aber an diesen Zellen haben auch schon diejenigen Körner, welche am meisten den beschriebenen Granulis der Erythrocyten gleichen, entschieden einen anderen Farbton als letztere, sie sind ferner fast durchweg unregelmässig kugelig gestaltet. Es steht ferner die relativ geringe Zahl dieser Zellen mit Hämoglobintrümmern in gar keinem Verhältniss zu der Menge der Erythrocyten.

Es gäbe nun vielleicht eine zweite Möglichkeit, dass nämlich in die Leukocyten resp. Erythrocyten eine Aufnahme von (gelöstem) Hämoglobin aus angelagerten Blutscheiben stattfinde, nachdem auf letztere eine verdauende Wirkung ausgeübt worden ist, oder dass gelöstes Hämoglobin aus dem Blut resorbirt werde, wobei immerhin natürliche Altersschwäche bei den das Hämoglobin abgebenden rothen Blutkörperchen in Frage kommen könnte. Eine besondere Lagebeziehung der Erythrocyten zu rothen Blutscheiben konnte ich jedoch nicht entdecken. Dass hier und da rothe Blutscheiben freien Zellen glatt und als sehr dünne Belege angeheftet sind, möchte kaum in diesem Sinne zu verwerthen sein. Auch ist nicht einzusehen, welche Bedeutung einer solchen Hämoglobinresorption und Einlagerung des aufgenommenen Hgl in die Zelle als Granula zukommen könnte.

Ebenso wahrscheinlich mindestens erscheint die Annahme, dass das Hämoglobin in den Zellen erst gebildet wird. Dies könnte wiederum als ein natürlicher Prozess der Zelle oder als Alterserscheinung aufgefasst werden.

Für die Annahme einer allgemeinen, an den Leukocyten und anderen Geweben des Körpers vorkommenden „Hämoglobindegeneration“ im Sinne von Pouchet, liegen nicht genügend sichere Anhaltspunkte vor. Eher möchte man sich fragen, ob vielleicht die Fähigkeit, Hämoglobin zu bilden, in Spuren wenigstens, allen oder vielen jungen Leukocyten zukomme. An gewissen Keimstellen würde sich diese Fähigkeit weiter ausgebildet haben, bis zur Auszüchtung von rothen Blutkörperchen, an

anderen Orten aber könnten Leukocytenfamilien entstanden sein, deren Glieder zwar Hämoglobin bilden, aber es nicht bis zur Produktion von rothen Blutkörperchen bringen.

Sind nun die Erythrocyten der Milz solche angehende Hämoglobinbildner oder entwickeln sich aus ihnen wirklich rothe Blutkörperchen?

Verfolgen wir den Gegenstand etwas genauer: Die Art und Weise der Bildung rother Blutkörperchen könnte eine verschiedene sein. Die Hauptsache ist dabei, ob ein oder mehrere rothe Blutkörpercken aus je einem Erythrocyten entstehen?

Betrachten wir zunächst den Kern. Wir finden stets polymorphe Kerne, die entweder wirklich fragmentirt sind oder doch einen fragmentirten Kern vortäuschen. Es kann nämlich im Hinblick auf die neuen Angaben Flemming's nicht von der Hand gewiesen werden, dass die „Fragmente" noch durch feine Brücken mit einander in Verbindung stehen. Eine fernere, von mir nicht selten beobachtete Erscheinung ist die, dass der Kern sich blasser und blasser färbt und schliesslich nicht mehr durch Farbreaktionen nachweisbar ist. Es könnten diese Bilder also auf Erscheinungen des Kernzerfalles und Kernschwundes deuten; die Zellenleiber könnten zu Blutkörperchen werden, und zwar je eine Zelle zu einem Blutkörperchen, unter Verschmelzung der Granula (A. Schmitt und Semmer) oder anderseits ein Zellenleib zu mehreren durch Anwachsen einzelner oder Verschmelzung mehrerer Granula (Sedwigk-Minot)[1]. Die Analogie mit Amphibien, Reptilien, Vögeln weist darauf hin, dass jede Säuger-Blutscheibe einer Zelle entspricht. Entständen desshalb in einem Erythrocyten mehrere „Plastiden", so wäre dies einer Theilung des Zellenleibes gleichzusetzen und man könnte versucht sein, in der Kernfragmentation die zugehörige Kerntheilung oder wenigstens den halbwegs unterbrochenen Versuch zu einer solchen zu sehen. Nun ist aber zu erwähnen, dass gerade an denjenigen Zellen, deren Aussehen für die Plastidentheorie sprechen könnte, der Kern durchweg einfach war. Diese Zellen selbst rechne ich der Reihe der Zellen mit phagocytisch aufgenommenem, halbverdautem Hämoglobin zu. Ihre Zahl ist fer-

1) Derselbe spricht allerdings nur von Auszüchtung rother Blutkörperchen in fixen Bindegewebszellen.

ner, wie schon erwähnt, zu gering, als dass man eine regelrechte Umwandlung der zahlreichen Erythrocyten in diese Formen annehmen dürfte. Viel plausibler erschiene die Schmidt-Semmer'sche Hypothese, die eine Umwandlung eines Erythrocyten in je ein Blutkörperchen annimmt. Es würde dabei immer noch erlaubt sein, in den Erscheinungen der Kernfragmentirung[1], welche dem eigentlichen Schwund vorausgeht, einen missglückten Versuch zur Kerntheilung zu sehen.

So wäre auch in dem Modus der direkten oder mindestens pluripolaren Kerntheilung schon ein Symptom dafür gegeben, dass die Tochterkerne dem Untergang geweiht sind.

Bei der Erklärung dieser Erscheinungen muss auch auf die Verhältnisse bei den Amphibien Rücksicht genommen werden. Dort bleibt der Kern bei der Bildung von rothen Blutkörperchen erhalten. Dabei aber finden wir gerade im Knochenmark (Frosch) Erythrocyten mit Granulis und fragmentirten Kernen. Sind das wirklich Vorstufen rother Blutkörperchen, so blieben nur zwei Möglichkeiten für die Deutung der Kernsprossung: entweder ist dieselbe eine vorübergehende Erscheinung, die vielleicht mit gesteigerter Assimilationsthätigkeit (Korchelt), hier vielleicht Hämoglobinbildung, zusammenhängt und der Kern vereinfacht sich wieder, oder sie ist eine wirkliche Kerntheilung, der die Zelltheilung folgt.

Das erstere erscheint im Hinblick darauf, dass eine vollkommene Trennung des Kernes in einzelne Stücke vorkommt (s. das früher Gesagte), zum mindesten als nicht erwiesen, das zweite im Hinblick auf die stets ungleich grossen Fragmente als ganz unwahrscheinlich.

Mit Rücksicht auf die Verhältnisse bei Amphibien u. s. w. ist es mithin zur Zeit nicht erlaubt, sich bestimmt zu Gunsten der einen oder anderen der besprochenen Annahmen bezüglich der Erythrocyten des Säugers zu entscheiden.

Die Untersuchung des Gegenstandes muss auf breiterer Grundlage in Angriff genommen werden.

1) In seltenen Fällen sah ich eine pluripolare Mitose, siehe Deckhuizen).

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIII—XXVI.

Tafel XXIII.

Fig. 1. Querschnitt einer umscheideten Arterie und Vene. S = muskulöse Scheide mit der Vene fest verwachsen, von der Arterie (A) durch lockeres, fibrilläres Gewebe (Adv.) getrennt. Katze von $3^1/_2$ Monaten. Chrom-Osmium-Essig-Säure.

Fig. 2 u. 3 zeigen in Längs- und Querschnitt den Beginn der Infiltration der bindegewebigen Arterienhülle mit Leukocyten aus der Milz eines 14tägigen Kätzchens. In Fig. 3 liegt die Intima in Längsfalten; die Media ist sehr schwach; das umhüllende Bindegewebe geht aussen unmerklich in das Pulpagewebe über, seine Kerne sind ebenso wie der einzig vorhandene Muskelkern (m) im Schnitt längs getroffen; zwischen den concentrisch gelagerten Zügen des periarteriellen Gewebes dringen die Leukocyten bis an die Media heran.

Fig. 4 zeigt arterielle Injektionsbäumchen in Capillarhülsen.

Fig. 5 u. 6. Injektionsbild an arteriellen Endigungen beim 2 Monate alten Kätzchen. (Fig. 6 stärker vergrössert.)

Fig. 7—16 Leukocyten aus der Milzpulpa. (Chrom-Osmium-Essig-Säure; Hämatoxylin-, Glaubersalz-Eosin.) Fig. 7 und 8 Leukocyten in Wanderung; in Fig. 8 sieht man das in die Länge gezogene Kernkörperchen. Fig. 9 u. 10 Ruheform (aus den Keimcentren). Fig. 11 u. 12 Melonen- (oder Rad-)Form Reinke's. Die in Fig. 13 dargestellte Kernfigur halte ich für einen segmentirten Mutterknäuel; eigenthümlich ist die Erhaltung des Kernkörperchens. Fig. 14 Aequatorialplatte mit niederer Spindel. Fig. 15 einseitig verzögerte Umlagerung der Chromatinfäden. Fig. 16 frühe Theilung des Zellenleibes.

Tafel XXIV.

Fig. 1. Auffaserung einer arteriellen Capillare. Uebergang des Lumens derselben in das reticuläre Gewebe der Pulpa ($3^1/_2$ Monate alte Katze).

Fig. 2 u. 3. Längs- und Querschnitt der venösen Injektionsbäumchen vom gleichen Thier.

Fig. 4. Venöser Anfang: Rechts das Lumen der capillären Vene. Nach links zu Uebergang derselben, hauptsächlich nach zwei Richtungen, in das Maschenwerk der Pulpa.

Tafel XXV.

Lymphgefässe in der Milz der Spitzmaus.

Fig. 1—3. Schwache Vergrösserung. Man sieht je drei „confluirende Follikel“ oder Herde weisser Pulpa, in denselben die Arterie, begleitet von schwarz gezeichneten Lymphgefässen.

Fig. 4. Querschnitt durch das ganze Organ. Er zeigt genau nach dem Präparat die Vertheilung der Arterien, Venen und Lymphgefässe. M = weisse Pulpa. Arterien in grauem Ton, schwarz die Venen, fein schraffirt die Lymphgefässe.

Fig. 5. Querschnitt durch den Milzstiel. Bezeichnung wie oben.

Fig. 6. Stelle aus Fig. 1 bei starker Vergrösserung.

Tafel XXVI.

Capillarhülsen aus der Katzenmilz.

Fig. 1 u. 2. Schnitte durch die Milz eines 3 Wochen und eines 14 Tage alten Kätzchens. Man sieht in Fig. 1 zwei Malp. Körperchen und viele Capillarhülsen, ebenso weite Venenlumina, im injicirten und ungefärbten Präparat, Fig. 2 sehen wir weiss — frei geblieben von Injektions-Masse — die Keimlager und Capillarhülsen. In diesen sind aber wieder gefüllt Arterien und Capillaren. Man sieht hier ebenfalls 3 Venenlumina.

Fig. 3—6. Capillarhülsen aus dem 12 cm grossen Kätzchen. Man sieht im Innern das stark verengte Lumen der Capillare. Fig. 3 u. 5 zeigen die endothel(kern)losen Nebenbahnen. In Fig. 4 und 5 sieht man die Andeutung eines feinen Netzcharakters, auch eine annähernd concentrische Lagerung der Kerne und des Fadennetzes. Das Gewebe der Hülsen geht aussen in das Reticulum der Pulpa über.

Fig. 7. Injektionsbild einer Capillarhülse aus einer 2 Monate (?) alten Katze.

Fig. 8. Capillarhülse einer $3^1/_2$ Monate alten Katze. Auflösung in Pulpagewebe. Man bemerke das starke Gefässrohr mit dem einen quergestellten Muskelkern.

(Aus dem II. anatomischen Institute zu Berlin.)

Ueber die Entwicklung der Zähne des Menschen.

Von

Dr. Carl Röse.

Hierzu Tafel XXVII u. XXVIII.

Die vorliegende Arbeit wurde im II. anatomischen Institute zu Berlin begonnen und dort grösstentheils beendet. Einige zur Vervollständigung der Untersuchung nöthigen Arbeiten sind dann im anatomischen Institute zu Erlangen zum Abschlusse gebracht worden. Anfangs hatte ich nur die Absicht, einige Serien zu eigener Orientirung zu schneiden. Erst als ich auf mehrere Widersprüche und Ungenauigkeiten in der neuesten Literatur aufmerksam wurde, kam mir der Plan, die Entwicklung der menschlichen Zähne durchgehend zu bearbeiten.

Das Material zu meinen Untersuchungen floss anfangs sehr spärlich, da die kgl. Frauenklinik trotz persönlicher Vermittelung von Herrn Professor Hertwig nur ungern Foeten zur Verfügung stellte. Nach und nach gelang es mir trotzdem das zur Untersuchung nöthige Material zusammenzubringen theils durch Vermittlung einiger Berliner Collegen, Dr. Hellner, Dr. Müller und Dr. Schreiber, theils durch Dr. Cirincione aus Neapel. In der liebenswürdigsten Weise wurden auch von Herrn Professor Born in Breslau, sowie von Herrn Privatdocent Dr. Nagel in Berlin verschiedene gut conservirte menschliche Embryonen und Foeten zur Verfügung gestellt.

Für die Untersuchung der Zahnentwicklung nach der Geburt stand mir infolge der ausserordentlichen Liberalität Herrn Geheimrath Waldeyer's das grosse Material des I. anatomischen Instituts in Berlin zu Gebote.

Allen den genannten Herren, sowie speciell noch den Herren Professoren Hertwig und Gerlach und Herrn Dr. Burgckhardt in Berlin, welche mich bei meiner Arbeit mit Rath und That unterstützten, spreche ich hiermit öffentlich meinen Dank aus.

I. Material und Methodik.

Als Untersuchungsobjekte zu vorliegender Abeit dienten fast ausschliesslich menschliche Embryonen. Solche von niederen Säugern und Vertebraten wurden nur zur Vergleichung herangezogen. Das mir zur Verfügung stehende frische Material ist theils in Chromessigsäure, theils in Picrinsalpetersäure fixirt, theils einfach in Alcohol gehärtet worden. In ähnlicher Weise waren die Embryonen von Professor Born und Dr. Nagel conservirt. Nach vorheriger Entkalkung in Picrinsalpetersäure wurde sodann meist mit Boraxcarmin durchfärbt, mit Hilfe der Paraffinmethode geschnitten.

Die Schnittserien sind dann behufs Doppelfärbung mit Bleu de Lyon nachgefärbt worden. Die letztere Methode verdanke ich der Empfehlung Dr. Burgckhardt's, habe sie jedoch in der Weise modificirt, dass ich nicht eine wässerige, ziemlich concentrirte Lösung nahm, sondern nur eine Spur von dem Farbstoff in absolutem Alcohol löste, so dass derselbe nur leicht bläulich gefärbt erschien. Darin blieben die Schnittserien 12—24 Stunden und wurden dann definitiv in Damarlack eingeschlossen. Als Resultat ergab sich eine sehr discrete Blaufärbung des Knochengewebes und der Bindegewebsfibrillen. Besonders intensiv färbt sich auf diese Weise auch das entkalkte Dentin, und kann man die feinste Ablagerung desselben auf diesem Wege nachweisen.

Die Dicke der Serienschnitte betrug durchschnittlich $^1/_{50}$ Millimeter (20 Mikra). Bei den kleinsten Stadien wurden die ganzen Köpfe geschnitten, theils sagittal, theils horizontal. Von grösseren Foeten theils ganze Kiefer, theils Kieferhälften, immer aber Oberkiefer und Unterkiefer zugleich. Besonders günstig, speciell für den Unterkiefer, erschienen mir Frontalschnitte.

Durch Vergleich dieser verschiedenen Schnittserien war es mir zwar möglich, ein körperliches Bild von der Zahnentwicklung des Menschen zu erhalten. Um jedoch diese Anschau-

ungen zum Allgemeingut zu machen, unternahm ich auf Wunsch Prof. Hertwig's die mühsame Arbeit, sechs Modelle aus Wachs herzuztellen. Herr Dr. Burgckhardt hatte die ausserordentliche Liebenswürdigkeit, mich in die Mysterien der Born'schen Modellirtechnik einzuweihen und mir auch später einige Zeichnungen anzufertigen, wodurch ich ihm zu besonderem Danke verpflichtet bin! — Die meisten meiner Figuren sind von dem akademischen Zeichner C. Krapf in München theils verbessert, theils neu gezeichnet worden.

Die Stadien nach der Geburt wurden theils ebenfalls geschnitten, grösstentheils aber makroskopisch mit Hilfe der Lupe untersucht.

Es folgt hier kurz ein Verzeichniss der von mir untersuchten Embryonen und Kinder. Das Alter der jüngsten Stadien wurde nach der Normentafel von His bestimmt.

I. Embryonen:

1)	12½ mm	Steissscheitellänge,	ca.	35 Tage alt.
2)	15 „	„	„	40 „ „
3)	17 „	„	„	48 „ „
4)	21 „	„	„	56 „ „
5)	23 „	„	„	8½ Wochen alt.
6)	25 „	„	„	9 „ „
7)	25½ „	„	„	9 „ „
8)	32 „	„	„	10 „ „
9)	4 cm	„	„	11½ „ „
10)	10½ „	Totallänge	„	13 „ „
11)	11½ „	„	„	14 „ „
12)	12½ „	„	„	14½ „ „
13)	18 „	„	„	17 „ „
14)	24 „	„	„	20 „ „
15)	30 „	„	„	24 „ „
16)	36 „	„	„	29 „ „
17)	40 „	„	„	33 „ „
18)	46½ „	„	„	38—39 „ „

II. Kinder:

1) Neugeborenes, 50 cm lang.
2) Kind, 3 Monate alt.
3) „ 4 „ „
4) „ 6 „ „
5) „ 10 „ „

6) Kind, 1 Jahr 6 Monate alt.
7) „ 1 „ 8 „ „
8) „ 2 „ — „ „
9) „ 3 „ 3 „ „

Ausserdem wurden noch mehrere Kiefer von Embryonen und Kindern untersucht, deren Alter sich nicht mehr genau bestimmen liess.

Modellirt mit Hilfe der Born'schen Plattenmodellirmethode wurden von den Embryonen die Stadien 6; 9; 11; 13; 15; 18. Modell I und II wurden nach Sagittalschnitten, III und IV nach Horizontalschnitten, V und VI nach Frontalschnitten reconstruirt. In den ersten vier Modellen sind nur die epithelialen Gebilde der Zahnanlagen dargestellt, in den letzten beiden ausserdem noch die Schicht fertig gebildeten Zahnbeins. Zur besseren Uebersicht sind die Modelle colorirt und zwar das Mundhöhlenepithel sowie die Schmelzpulpa rosa, die Zahnleiste und das äussere Schmelzepithel grün, das innere Schmelzepithel zinnoberroth, der fertige Schmelz gelb, das Zahnbein blau. Die bindegewebige Papille resp. Pulpa stellt sich als Hohlraum dar. Die ersten vier Modelle haben eine Vergrösserung von 25fach; das fünfte 40fach, das sechste 15fach.

II. Darstellung des thatsächlichen Befundes.

Bekanntlich geht bei allen Vertebraten die Entwicklung der Zähne aus von der Entstehung eines epithelialen Organs, welches in das Mesoderm der Kiefer eindringt und theilweise später die härteste Substanz des Körpers, den Schmelz, erzeugt. Kölliker nannte daher das betreffende Gebilde „Schmelzorgan". Dasselbe findet sich ganz constant bei allen Thieren, welche wirkliche Dentinzähne besitzen, selbst bei den Edentaten, wo die Zähne keine Spur von Schmelz aufweisen. Bei Tatusia peba war dies durch Tomes schon lange bekannt. Kürzlich konnte ich dieselbe Erscheinung auch bei anderen Edentaten nachweisen. Die Form dieses Schmelzorgans wurde meist beschrieben in Gestalt einer Platte (lame epitheliale der Franzosen) oder einer Leiste. Letztere Bezeichnung stammt von Waldeyer und Hertwig her und scheint mir am meisten bezeichnend zu sein für das vorliegende Gebilde, so dass ich vorschlagen möchte,

die Bezeichnung **Schmelzleiste** oder besser **Zahnleiste** in Zukunft allgemein anzunehmen. Alle übrigen Bezeichnungen, wie Schmelzorgan, Schmelzfalte, Primitivfalte, Epithelialverband etc. sind theils zu allgemein, theils incorrect.

Wann zeigt sich nun speciell beim Menschen die erste Spur dieser Zahnleiste? Die bisherigen Angaben der Autoren waren sämmtlich sehr ungenau und schwankten zwischen 40—50 Tagen (Magitot) und 60—70 Tagen (Kollmann). Dabei war noch besonders der Uebelstand zu bemerken, dass z. B. von Magitot das Alter seiner Embryonen meist etwas zu jung angenommen wird. Kurz ich kam nach Einsicht der Litteratur zur Ueberzeugung, dass die erste Anlage der Zahnleiste beim Menschen überhaupt noch nicht beschrieben worden ist. Diese Thatsache kann nicht befremdend sein, wenn man erwägt, wie schwer es ist menschliche Embryonen so jugendlichen Alters unversehrt zu erhalten. Meist sind dieselben ja immer ein wenig macerirt, das Epithel abgelöst und zerstört. Daher auch bekanntlich der Irrthum Goodsir's. Herr Dr. Nagel in Berlin stellte mir nun aus seinem reichen Schatze vorzüglich conservirter Embryonen einige Köpfe zur Verfügung und gelang es mir auf diese Weise, die erste Anlage der Zahnleiste beim Menschen zu finden. Dieselbe zeigt sich bei einem Embryo von 15 mm Steissscheitellänge. Derselbe entspricht nach der Normentafel etwa Embryo S_2 Fig. 21, und hat ein Alter von ca. 40 Tagen[1]).

Es ist hier die Zunge schon deutlich ausgebildet; dagegen bilden die Kiefer- und Lippenanlage noch ein einheitliches Mesodermgebilde, über welches eine mehrschichtige Epithellage glatt hinwegzieht. In Fig. 1 sind diese Verhältnisse im Durchschnitte dargestellt. M ist der Mundeingang. Direct dahinter zeigt sich nun in beiden Kiefern eine flache bis halbkugelige

1) Herr Privatdocent Dr. Keibel in Freiburg besitzt einen Embryo von 12 mm Länge im Alter von ca. 34 Tagen stehend, zwischen Embryo S I u. C II, Fig. 16 u. 17 von His. Auch bei diesem Embryo ist schon stellenweise eine Andeutung der Zahnleiste vorhanden, während ich in meinem entsprechenden, allerdings nicht vorzüglich conservirten ersten Stadium noch keine Wucherung des Epithels sehen konnte. Man würde demnach die erste Anlage der Zahnleiste zwischen 34. bis 40. Tag zu setzen haben.

Epithelwucherung ZL, welche ins Kiefermesoderm eindringt. Die Wucherung besteht ebenso wie die ganze Epithellage aus wenigen rundlichen oder kubischen Zellen. Eine Differenzirung der letzteren ist noch nicht eingetreten. Die betreffende Wucherung stellt im Querschnitte die erste Anlage der Zahnleiste dar. Entsprechend der Gestalt der Kieferlippenwülste verläuft die Leiste bogenförmig; und wie später der Bogen der Zahnreihe im Oberkiefer grösser ist als der im Unterkiefer, so bildet auch schon bei der ersten Anlage die Zahnleiste im Oberkiefer einen grösseren Bogen als im Unterkiefer. — Der Meckel'sche Knorpel ist bei vorliegendem Embryo noch nicht völlig differenzirt, doch findet sich an seiner Stelle bereits in diffuser Weise eine stärkere Anhäufung von runden Mesodermzellen, aus welchen sich später die Knorpelzellen differenziren.

Das nächste Stadium von 17 mm Länge zeigt wesentliche Fortschritte. Der Meckel'sche Knorpel ist völlig ausgebildet, und in beiden Kiefern finden sich schon die ersten Spuren zarter Knorpelbälkchen, bestehend aus osteoidem Gewebe, welches durch Bleu de Lyon intensiv blau gefärbt erscheint. Wenn Robin und Magitot im Oberkiefer Knorpel gefunden zu haben glaubten, aus welchem dann der Knochen hervorgehen soll, so liegt, wie schon Kollmann angibt, bestimmt eine Verwechselung vor mit dem osteoiden Gewebe. Auch im Unterkiefer geht die Verkalkung und Knorpelbildung vor sich ganz unabhängig vom Meckel'schen Knorpel. In Fig. 2 sind im Querschnitte die Verhältnisse des Mundeinganges vom vorliegenden Embryo zu sehen. Das ganze Epithellager hat sich verdickt, am meisten direct vor der hier zuerst auftretenden seichten Lippenfurche LF. Wenn man diese geringgradige Epithelverdickung Zahnwall genannt hat, so ist das nicht ganz correct. Mit der Anlage der Zähne hat diese Verdickung gar nichts zu schaffen, sondern stellt lediglich das verdickte Epithel der späteren Lippen dar. Ein Zahnwall, wie ihn Kölliker u. a. bei Wiederkäuern im Bereiche der Backzähne beschreiben, existirt beim Menschen zu keiner Zeit, wie ich in Uebereinstimmung mit Waldeyer und Kollmann hier nochmals hervorheben muss.

Die tiefste Lage des Epithels ist durchgehend zu hohen Cylinderzellen angewachsen, während die oberflächlichen Lagen

mehr abgeplattet erscheinen. Die vorhin im Querschnitte halbkugelige Zahnleiste hat sich in zwei Divertikel gespalten. Das vordere, flachere dringt ziemlich senkrecht in die Kieferlippenanlage ein und steht mit der Bildung der Lippenfurche in Beziehung. Das grössere hintere geht ziemlich wagerecht nach hinten und bildet im Querschnitte die eigentliche Zahnleiste.

Erst im vorliegenden Stadium kann man von einem Kieferwalle und einem Lippenwalle reden. Die Angabe der meisten Lehrbücher, wonach diese beiden Wälle schon differenzirt sein sollen zur Zeit der ersten Anlage der Zahnleiste, ist durchaus unrichtig. Die Anlage der Lippen entsteht vielmehr später und infolge der Zahnanlagen.

Beim Embryo von 25 mm Länge finden sich noch dieselben Verhältnisse, wie soeben beschrieben wurde. Nur ist die Lippenfurche mehr vertieft durch Resorption der oberflächlichen Epithelschichten, und die Lippen selbst treten mehr hervor. Mein Modell I stellt den Mundeingang dieses Embryo dar und zwar nur die epithelialen Partieen desselben. Fig. 3 zeigt dieses Modell in halber Grösse.

In beiden Kiefern sieht man an dem Modelle hinter den leicht gewölbten Lippen die seichten Lippenfurchen. Diesen entsprechend dringt eine bogenförmige Epithelleiste je senkrecht in die Kiefer ein. Zur Unterscheidung von der Zahnleiste bezeichnet man dieselbe am Besten als Lippenfurchenleiste. In meinen beiden ersten Modellen wurde dieselbe gleich dem übrigen Mundhöhlenepithel rosa, die Zahnleiste dagegen der besseren Uebersicht wegen grün colorirt. Die letztere steht nahezu im rechten Flächenwinkel zur vorhin beschriebenen Leiste und verläuft parallel dem Mundhöhlenboden wagerecht nach hinten in den nunmehrigen Kieferwall hinein. Ihr freier Rand hat im Oberkiefer (Fig. 3) leichte unregelmässige wellenförmige Erhebungen, im Unterkiefer lassen sich schon ziemlich deutlich 10 Erhebungen und dazwischenliegende Vertiefungen abgrenzen. Der freie Rand der Leiste zeigt hier schon eine ziemlich regelmässige Wellenlinie. Während früher die Zahnleiste anscheinend am höchsten in ihren mittleren Partieen war, so gestaltet sich schon im vorliegenden, noch mehr aber im II.

Modelle die Sache gerade umgekehrt, indem die grösste Wachsthumsenergie in den seitlichen Partieen, die Mitte selbst dagegen ziemlich flach ist.

An den beiden ersten Modellen lässt sich deutlich nachweisen, dass die Zahnleiste des Oberkiefers einen weiteren und gleichmässigeren Bogen beschreibt als die des Unterkiefers. Die letztere hat anfänglich hinter der Anlage des späteren Eckzahnes beiderseits eine schärfere Biegung nach hinten.

Weitere Differenzirungen der Zahnleiste findet man beim Embryo von 3,2 cm Länge. Hier haben sich die vorhin beschriebenen Erhebungen der Leiste kolbig verdickt und in diese Verdickungen stülpen sich die bindegewebigen Papillen ein. Ich sehe hier in jedem Kiefer 8 eingestülpte Papillen in ziemlich gleichmässiger Entwicklung. Beim nächsten Stadium von 4 cm Länge sind bereits alle 10 Papillen des Milchgebisses vorhanden. Modell II ist nach einer Sagittalserie dieses Embryo modellirt und in Fig. 5 in halber Grösse dargestellt. Fig. 4 gibt einen Sagittalschnitt durch den Mundeingang dieses Embryo. Durch Resorption des oberflächlichen Epithels hat sich die Lippenfurche erheblich vertieft und entsprechend ist die epitheliale Lippenfurchenleiste weiter senkrecht in die Tiefe gewachsen. Die tiefste Lage des Epithels bildet überall eine ziemlich hohe Cylinderzellenschicht. Letztere Zellen umgrenzen auch die ganze Zahnleiste und setzen sich sodann, etwas niedriger werdend, bald in einfacher, bald in mehrfacher Lage als Schleimhautepithel der Mundhöhle fort. Die mehr oder minder abgeplatteten, aber noch kernhaltigen oberen Epidermiszellen bilden auf der Höhe der Lippenwälle ein ziemlich mächtiges Lager und finden sich auch in der Tiefe der Lippenfurche. Diese Zellen sind es, welche mehr und mehr abgestossen und resorbirt werden, derart dass sich die Lippenfurche mehr und mehr vertieft.

Die Zahnleiste hängt an ihrem Grunde noch völlig mit der Lippenfurchenleiste zusammen und erstreckt sich wagerecht nach hinten in den Kieferwall hinein. In ihre kolbig verdickten Partieen haben sich, wie schon erwähnt, die bindegewebigen Papillen eingestülpt. Von wesentlicher Bedeutung bei diesem Processe ist nun Folgendes: Die Papillen stülpen sich nicht am tiefsten Punkte der verdickten Leiste

ein, sondern mehr **seitlich,** also im Oberkiefer von oben hinten nach unten vorn, im Unterkiefer von unten hinten nach oben vorn. Auf diese Weise ist es ermöglicht, dass bei dem nun folgenden Abschnürungsprocesse der Milchzähne von der Zahnleiste diese letztere hinter den Zähnen ungehindert weiter in die Tiefe wachsen kann.

Ob bei dem geschilderten Einstülpungsprocesse nach der bisherigen Ansicht dem Bindegewebe die active Rolle gebührt, oder ob, wie ich glaube, das Bindegewebe passiv ist, und die späteren Papillen gleichsam von den Epithelmassen der Zahnleiste umwachsen werden, dies ist eine bisher noch offene Frage. Meiner Ueberzeugung nach hat vom morphologischen Standpunkte aus letztere Anschauung eine grössere Berechtigung.

Beim Fötus von $11^1/_2$ cm Länge sind die Knochenbälkchen der Kiefer schon in grosser Ausdehnung vorhanden und bilden um das Schmelzorgan herum eine flache Mulde. Das Wachsthum der Kiefer geht jetzt hauptsächlich in der Höhenrichtung vor sich und dem hat sich die Zahnleiste angepasst derart, dass sie jetzt nicht mehr wagerecht nach hinten, sondern in leichtem Bogen nach hinten und unten resp. nach hinten und oben hinter den Milchzähnen sich in den Kiefer hinein erstreckt. Zugleich wird durch das enorme Wachsthum der Milchzähne die Configuration des Kiefers in solcher Weise verändert, dass die Verbindungslinie der Zahnleiste mit dem Kieferepithel nicht mehr vorn in der Nähe der Lippenfurche, sondern bei älteren Foeten vom 6. Monate an hinten, an der lingualen resp. gutturalen Fläche des Kiefers bogenförmig verläuft. Diese Verbindungslinie bildet dann eine seichte, mit blossem Auge sichtbare Vertiefung, welche meist von zwei niedrigen wallartigen Erhöhungen begrenzt wird. Diese letzteren könnte man vielleicht mit Kollmann Zahnwälle nennen, falls überhaupt eine Bezeichnung nöthig ist, die Furche selbst würde man dann Zahnfurche heissen.

Im vorliegenden Stadium von $11^1/_2$ cm Länge ist die Lippenfurche noch nicht völlig ausgebildet. Modell III stellt die Zahnleiste des Oberkiefers dar und Figur 6 die halbe Grösse des Modells. Die Leiste als solche besteht continuirlich fort und ihr freier unterer resp. oberer Rand bildet eine Wellenlinie. An den Vorsprüngen der Wellenberge hängen labialwärts, also nach vorn zu, die Milchzahnanlagen noch breit mit der Leiste zusammen

und haben ungefähr das Aussehen von Schwalbennestern, welche an ein Brett angebaut sind.

Die weitere Entwicklung geschieht nun in der Weise, dass **die Milchzähne sich mehr und mehr von der gemeinsamen Zahnleiste abschnüren.** Die Leiste selbst besteht in continuo fort und endet hinter dem zweiten Milchmolaren frei im Mesoderm des Kiefers als dünne, glatte Epithelplatte. In ihren vorderen Partieen aber zeigen sich schon überall transversale Wucherungen, welche der Zahnleiste eine höckerige, unebene Oberfläche verleihen. In der Medianlinie des Kiefers ist die Leiste ausserordentlich niedrig und flach. Schon im 6. Monate ist an dieser Stelle die Verbindung zwischen den beiden Leistenhälften fast völlig aufgehoben und wird nur noch durch einige Epithelreste angedeutet.

Bisher bestanden die Zahnanlagen aus einem Haufen rundlicher Epithelzellen, welche ringsum von einer Schicht hoher Cylinderzellen umsäumt sind. Beim Fötus von 11$^1/_2$ cm zeigen sich im Innern dieses Zellenhaufens die ersten Sternzellen und es lassen sich die Uebergänge beider Zellarten aufs Schönste verfolgen. In der weiteren Entwicklung wachsen bekanntlich diese epithelialen Sternzellen zu einem mächtigen Lager an, zur Schmelzpulpa. Dieselbe hat meines Erachtens den Zweck, zunächst eine bessere Saftcirculation für die Schmelzzellen zu ermöglichen und ferner gleichsam als Platzhalter für den sich entwickelnden Schmelz zu dienen, wie schon Waldeyer angab. Am mächtigsten ist die Schmelzpulpa zur Zeit der ersten Schmelzablagerung entwickelt, später bildet sie sich progressiv zurück. Die Entstehung der Sternzellen erkläre ich mir in der Weise, dass die Intercellularsubstanz in grösserer Masse ausgeschieden wird und damit die Protoplasmabrücken, wie sie sich ja auch an den Riffzellen des Rete Malpighi constant finden, lang ausgezogen werden.

Beim Fötus von 18 cm Länge ist die Lippenfurche nahezu vollendet. Die Verbindungslinie der Zahnleiste mit dem Kieferepithel, die Zahnfurche, befindet sich im Bereiche der Vorderzähne fast genau auf der höchsten Kante des Kiefers. Im Bereiche der Molaren verläuft sie noch immer auf der Vorderfläche des Kiefers in der Nähe der Lippenfurche. Die Abschnürung der Milchzähne von der Leiste geht in pro-

gressiver Weise von vorn nach hinten vor sich. Während die Schneidezähne nur noch eine oder mehrere schmale Verbindungsbrücken aufweisen, sitzen die Milchmolaren noch ganz breit der Leiste auf, gerade wie im vorigen Stadium. Die soeben erwähnten Verbindungsbrücken sind dieselben Gebilde, welche auf Schnittbildern theilweise nach dem Vorgange Waldeyer's als „Hals des Schmelzorgans" bezeichnet wurden. Dieser Name ist für Schnittbilder ganz zutreffend, weil hier die Milchzahnanlage durch ihre Grösse so hervortritt, dass die dünne Zahnleiste nur als Anhängsel erscheint. Wenn man die Sache aber im Modelle körperlich und zugleich vom morphologischen Standpunkte aus betrachtet, so erscheint die Zahnleiste als einheitlich Ganzes, mit dem die einzelnen Milchzähne nur noch durch mehr oder weniger breite Verbindungsbrücken zusammenhängen. Demgemäss möchte ich in Uebereinstimmung mit Waldeyer vorschlagen statt „Hals des Schmelzorgans" künftig zu sagen: „Verbindungsbrücken der Milchzähne mit der Leiste". Eine neue Bezeichnung ist schon desshalb nöthig, weil die Autoren mit „Hals des Schmelzorgans" sowohl Durchschnitte durch die Verbindungsbrücken (Morgenstern's Verbindungswurzel), als auch durch Theile der Zahnleiste selbst (Morgenstern's Basis) bezeichnen.

An den vorderen Zähnen sind öfters, an den Backzähnen fast regelmässig mehrere Verbindungsbrücken vorhanden, die entweder völlig getrennt von einander verlaufen oder streckenweise mit einander zusammenhängen.

Schon im vorliegenden fötalen Stadium finden sich im vorderen Theile der Zahnleiste weitere Modificationen derart, dass dieselbe nicht nur in grösserer Ausdehnung Verdickungen und Höcker zeigt, sondern an den dazwischenliegenden Stellen auch sehr verdünnt, ja an einigen Stellen sogar schon in ihrer Continuität getrennt, durchlöchert ist. Auch dieser Process geht continuirlich von vorn nach hinten weiter in der Weise, dass z. B. zur Zeit der Geburt und später, wo auf Schnittbildern (Fig. 12) der vordere Theil der Leiste nur noch aus anscheinend zusammenhanglosen Epithelresten besteht, der hinterste Theil immer noch als glatte undurchbrochene Leiste sich darstellt (Fig. 11).

Hinter dem letzten Milchbackzahne wächst die Leiste, als freies, schmales Band, ohne fernere Verbindung mit dem Mund-

höhlenepithel nach hinten ins Kiefermesoderm hinein. Ihr freies Ende ist beim Fötus von 18 cm kolbig verdickt und in diese Verdickung stülpt sich wiederum seitlich im Unterkiefer von unten und vorn die Papille für den ersten bleibenden Molaren ein.

Beim Fötus von 24 cm Länge verläuft die Zahnfurche, wie man am Besten die eben erwähnte Verbindungslinie von Zahnleiste und Kieferepithel nennt, im Bereiche der Vorderzähne schon auf der hinteren, lingualen Kieferseite, im Bereiche der Milchmolaren auf der Höhe des Kiefers, das Ende im Bereiche des bleibenden Molaren, aber immer noch auf der Vorderseite des Kiefers. Der I. bleibende Molar selbst beginnt schon sich abzuschnüren; hinter und über ihm geht die Zahnleiste als dünnes Epithelband noch eine kurze Strecke frei in den Kiefer hinein.

Eine wesentliche Neuerung bietet vorliegendes Stadium dadurch, dass an den beiden Schneidezähnen sich die ersten Spuren von Verknöcherung zeigen. Das Zahnscherbchen vom zweiten Milchschneidezahn ist noch sehr winzig. Der gangbaren Ansicht, dass von den festen Zahnsubstanzen zuerst das Zahnbein verkalke und der Schmelz sich erst auf das fertige Zahnbein ablagere, kann ich nach meinen bisherigen Untersuchungen nicht ganz beipflichten. Beim Menschen werden die beiden Substanzen in den meisten Fällen zu gleicher Zeit angelegt. Allerdings ist das Zahnbein entsprechend seinem späteren grösseren Volum von Anfang an in dickerer Lage als mehr oder weniger verkalkter Zahnbeinknorpel vorhanden, während der Schmelz darüber eine dünne Lage krümeliger Kalksalze bildet, die erst später mehr und mehr consolidirt. Vom morphologischen Standpunkt aus ist es übrigens sehr nebensächlich, ob sich eine von den beiden Substanzen früher anlegt oder ob dies gleichzeitig geschieht. Meine Untersuchungen über die feineren Vorgänge bei genanntem Verkalkungsprocesse sind noch nicht abgeschlossen, doch möchte ich gleich an dieser Stelle bemerken, dass die Beschreibung, welche Morgenstern[1]) in seiner neuesten Arbeit hierüber gibt, als vollständig verfehlt zu betrachten sind.

Das äussere Schmelzepithel ist im vorliegenden

1) Scheff's Handbuch der Zahnheilkunde. Wien 1890.

Stadium von 24 cm noch erhalten als zusammenhängende, die Schmelzpulpa rings umkleidende einschichtige Lage von kubischen Zellen, welche sich unten direkt in die Cylinderzellenschicht des inneren Schmelzepithels fortsetzt. An einzelnen Stellen, besonders nach der Spitze des Zahnes zu, beginnt dieses äussere Epithel jedoch schon zu wuchern und niedrige papillenartige Auswüchse zu bilden. Im nächsten Stadium von 30 cm Länge haben diese Wucherungen an Zahl und Grösse bedeutend zugenommen und zwischen ihnen finden sich hier und da Continuitätstrennungen der Epithelzellenschicht, so dass hier Schmelzpulpa und Mesoderm des Zahnsäckchens sich direkt berühren. Um dieselbe Zeit findet auch eine lebhaftere Wucherung des Capillarnetzes an diesen Stellen statt, doch konnte ich mich nie davon überzeugen, dass die Capillaren in die Schmelzpulpa selbst eindringen, wie einige Forscher, Bödecker u. a. behaupten. Bei der sehr unregelmässigen Abgrenzung beider Gewebe und bei Untersuchung stärkerer Schnitte ist übrigens eine Täuschung in dieser Hinsicht leicht begreiflich.

Mein V. Modell stellt bei 40 facher Vergrösserung von einem 30 cm langen Fötus grössere Theile der beiden Schneidezähne in Verbindung mit der Zahnleiste und dem Mundhöhlenepithel dar. Die Zahnfurche liegt bei diesem Stadium schon ganz auf der Hinterfläche des Kiefers.

Der erste bleibende Molar ist ziemlich rasch gewachsen und hat schon eine ausgeprägte Schmelzpulpa.

Ausser an den Schneidezähnen finden sich auch schon an den Eckzähnen sowie an den vorderen Kronenhöckern der beiden Milchmolaren winzige Zahnscherbchen. Die Zahnleiste hat sich weiter verändert. Die partiellen Wucherungen und Rareficationen derselben sind deutlicher geworden, kurz, während die Leiste im Bereiche der Molaren noch eine solide Platte darstellt, ist sie im Bereiche der Vorderzähne vielfach **siebartig durchlöchert** und in sehr unregelmässiger Weise mit Vorsprüngen und secundären Leistchen versehen. Auch der Zusammenhang mit dem Kieferepithel ist theilweise geschwunden. Dieselben Veränderungen haben an den Verbindungsbrücken Platz gegriffen und zwar in noch höherem Grade. Die letzteren bilden zur Zeit nur noch ein Sparrenwerk netzartig mit einander verbundener Epithelstränge (Fig. 10). Auf Durchschnitten sieht man

meist, ebenso wie vielfach bei der Zahnleiste, nur noch anscheinend zusammenhanglose Epithelreste. Die Verbindung derselben zu einem zusammenhängenden Netzwerke liess sich zwar von vornherein vermuthen, aber erst mit Hilfe der Reconstructionsmethode sicher nachweisen.

Beim Fötus von 18 cm Länge (Fig. 7, Modell IV) reichte die Zahnleiste noch tief hinter die verhältnissmässig kleinen Milchzähne herab. Während nun die Leiste ihre absolute Lage ziemlich unverändert beibehält, sind die Milchzähne und mit ihnen der Kiefer enorm in die Tiefe gewachsen. So kommt es, dass die Leiste im vorliegenden Falle, beim Fötus von 30 cm, schon sehr in die Höhe gerückt erscheint und nicht einmal an ihren tiefsten Punkten bis zur Hälfte der Milchzahnhöhe herabreicht. Im Laufe der weiteren Entwicklung nimmt dieses Verhältniss noch zu in der Weise, dass zur Zeit der Geburt die Reste der Leiste direkt unter dem Zahnfleische liegen, während die im Verhältnisse zu ihr jetzt enorm grossen Milchzähne tief in den Kiefer hinabgewachsen sind.

Die Durchlöcherung der Zahnleiste ist aber nicht an allen Stellen gleichmässig vorhanden. Der untere Rand der Leiste stellt nach wie vor eine Wellenlinie dar. Die Wellenberge fallen aber nicht mehr genau hinter die Miehzähne, sondern sind etwas distal nach den Zwischenräumen der letzteren verschoben. An diesen Stellen (Kölliker's „secundärer Schmelzkeim", Morgenstern's „Scheitelfortsatz") ist die Leiste niemals durchlöchert, sondern hat sich kolbig verdickt. In die epithelialen Anschwellungen stülpen sich nun ebenfalls wieder **seitlich**, von vorn und unten resp. vorn und oben die Papillen für die bleibenden Zähne ein (Fig. 8; 9; 10). In den meisten Fällen wird beim Menschen der ganze epitheliale Rest der „secundären Schmelzkeime" zur Bildung des Schmelzorgans der permanenten Zähne verwandt. Man kann sich jedoch bei der oben beschriebenen Anordnung sehr leicht vorstellen, dass der ganze Process der Abschnürung sich nochmals wiederholt, tertiäre Schmelzkeime zurückbleiben und Anlass zu einer dritten Dentition geben, entweder einer totalen oder einer partiellen. Herr Dr. Sanstatt theilte mir aus Rocha in Uruguay einen Fall mit, wo eine Eingeborene bis zum 17. Lebensjahre ihr regelmässiges bleibendes Gebiss hatte.

Von da ab stellte sich hinter der schon vorhandenen eine neue Zahnreihe ein, so dass die Frau zuletzt 64 gutausgebildete, wohlconservirte Zähne im Munde hatte.

Jeder Rest der Zahnleiste, soweit er nicht zu den speciell von Serres, Magitot etc. genau beschriebenen Cysten, Epithelperlen etc. entartet ist, kann Veranlassung geben zur Bildung eines Zahnes oder unvollständigen zahnähnlichen Gebildes. Alle jene Schmelztropfen, Schmelzperlen, accessorischen Zähnchen sowie die besonders von Baume beschriebenen Dentinstiftchen nehmen ihre Entstehung von solchen Resten der Zahnleiste. Dentin entwickelt sich nie frei im Mesoderm, sondern stets nur unter der Haube eines, wenn auch noch so rudimentären epithelialen Schmelzorgans. Ob dieses jemals Schmelz absondert, das ist ganz nebensächlich. Wie v. Brunn ganz richtig sagt, hat das Schmelzorgan zunächst den Zweck, die Form, die Matrize für den künftigen Zahn zu liefern, die Schmelzbildung ist nur eine nebensächliche Funktion.

Es kann auch vorkommen, dass der secundäre Schmelzkeim eines bleibenden Zahnes sich abnormer Weise in viele kleine Keime spaltet. Dann entwickelt sich statt eines normalen Zahnes ein Conglomerat von rudimentären Zähnchen und Schmelztropfen.

Im weiteren Laufe der Entwicklung nehmen nun von der Mitte der Zahnreihe aus nach hinten fortschreitend die Veränderungen der Zahnleiste ihren weiteren Verlauf. Das Sparrenwerk der Epithelstränge wird spärlicher und dünner, die Maschen des Netzes werden grösser und weiter, es treten theilweise Zerreissungen des Netzwerks ein, so dass nun auch Epithelreste ohne Verbindung frei im Bindegewebe liegen. Solche Reste bleiben entweder unverändert bestehen, oder sie werden in epitheliomähnliche Epithelperlen sowie in kleine Cysten und Atherome umgewandelt, welche man als „glandulae tartaricae" beschrieben hat. Morgenstern gibt an, dass aus solchen Epithelresten vielfach Nervenendorgane entstünden, doch scheint er sich inzwischen von der völligen Haltlosigkeit dieser Annahme selbst überzeugt zu haben.

Denselben Veränderungen wie die Zahnleiste unterliegen die Verbindungsbrücken. Was das äussere Schmelzepithel be-

trifft, so bildet dasselbe schon beim Fötus von 30 cm Länge keine zusammenhängende Schicht mehr, sondern zeigt etwa das Aussehen eines netzgeknoteten Unterkleides. Die Knoten des Netzes entsprechen den oben erwähnten papillenähnlichen Excrescenzen. Bei der Bildung der bleibenden Zähne wiederholen sich dieselben Verhältnisse beim äusseren Epithel und die Reste desselben sowie auch Reste der Zahnleiste und der Verbindungsbrücken bleiben zeitlebens auch beim erwachsenen Menschen in der Umgebung der Zahnwurzeln bestehen und geben, wie Malassez nachwies, oft Gelegenheit zur Entstehung von Kiefercysten, gutartigen und bösartigen Tumoren.

Zur Zeit der Geburt sind die Kronenscherben der Milchschneidezähne und Milcheckzähne schon ziemlich weit entwickelt. Auch die einzelnen Kronenscherbchen der Milchmolaren sind zu einer gemeinsamen Kuppe zusammengewachsen. An dem von mir untersuchten Neugeborenen von 46½ cm Länge besass der erste bleibende Molar im Gegensatze zu den Angaben anderer Autoren noch keine Spur irgend einer Verknöcherung. In dem Unterkiefer eines anderen Neugeborenen aus dem hiesigen anatomischen Institute, welchen ich soeben untersuchte, besitzt die Pulpa des I. bleibenden Molars 5 gut ausgebildete Kronenhöcker, aber nur auf einem derselben ein winziges Zahnscherbchen, welches aus Schmelz und Zahnbein besteht. Es lässt sich danach wohl annehmen, dass die erste Verknöcherung dieses Zahnes ungefähr zur Zeit der Geburt erfolgt.

Meine frühere Annahme, dass sich der Schmelz zunächst in ziemlicher Menge ablagere, bevor die Bildung des Zahnbeins beginne, hat sich durch weitere Untersuchungen nicht bestätigt. Wie schon oben erwähnt wurde, geschieht die erste Ablagerung der beiden Hartsubstanzen beim Menschen fast immer zu gleicher Zeit.

Bei dem in Erlangen untersuchten Neugeborenen beträgt an den Milchschneidezähnen die Höhe der verkalkten Kronenscherbchen 4½ mm, die Breite 3 mm. Am Eckzahn beträgt die Höhe des Scherbchens 2½ mm, am ersten Milchmolaren 2 bis 3 mm. Am zweiten Milchmolaren sind erst zwei von den vorhandenen 5 Scherbchen mit einander verwachsen; die Höhe schwankt zwischen 1½—2½ mm. Das eine Scherbchen des bleibenden Molaren ist etwa ½ mm hoch.

Die Knochenmasse des Kiefers bildet zur Zeit der Geburt eine tiefe, oben theilweise offene Rinne, welche die Reihe der Milchzähne, sowie die Keime der Ersatzzähne gleichmässig umschliesst (Fig. 12). Die knöchernen Septa zwischen den einzelnen Zähnen sind noch nicht vollständig entwickelt und enthalten Lücken, welche durch Bindegewebe ausgefüllt erscheinen. Später sind die Milchzähne sowohl als auch die bleibenden Molaren allseitig von der knöchernen Alveole umgeben. Nur auf der Oberfläche, an der späteren Durchbruchstelle der Zähne, schliesst sich die Alveole nicht, sondern hier bleibt stets bis zum Durchbruche des Zahnes ein kreisrundes Loch in der knöchernen Umwandung bestehen. Wenn Baume in Fig. 42 seines Lehrbuches der Zahnheilkunde die knöcherne Alveole des Milchzahns ringsum geschlossen und die Ersatzzahnanlage ausserhalb derselben liegend darstellt, so ist diese Darstellung als durchaus unrichtig zu bezeichnen.

Die Keime der Ersatzzähne liegen anfangs constant innerhalb der Alveole ihres Milchzahns und werden erst später ringsum von einer eigenen Alveole umgeben. Auch hier bleibt an der Spitze meist eine mehr oder weniger enge Oeffnung bestehen, durch welche das Gubernaculum dentis eintritt. Dieses Leitband besteht lediglich aus Bindegewebszügen, welche epitheliale Ueberreste der früheren Zahnleiste einscheiden und es hat keine weitere physiologische Bedeutung.

Zur Zeit der Geburt sind die Keime der bleibenden Schneidezähne und des Eckzahns, schon mit eigenem Zahnsäckchen versehen, als senfkorngrosse Knötchen hinter den entsprechenden Milchzähnen mit blossem Auge sichtbar. Schon jetzt liegt der Keim des Eckzahnes viel tiefer im Kiefer als diejenigen der Schneidezähne. Von den Prämolaren ist noch keine Spur vorhanden. Die Zahnleiste hat sich an der Stelle ihrer späteren Entstehung eben erst ganz leicht verdickt (Modell VI, Fig. 11). Mit dem Kieferepithel steht die Leiste nur noch stellenweise in Verbindung, verläuft zuletzt als ziemlich schmales Band noch eine Strecke weit im Bindegewebe des Zahnfleisches, steht auf der Oberseite des I. bleibenden Molaren mit dessen Schmelzorgan durch eine breite Verbindungsbrücke in Beziehung und endet dann kurz abgestutzt. Von der Anlage des II. Mo-

laren findet sich zur Zeit der Geburt noch keine Spur, wie ich in Uebereinstimmung mit Magitot gegenüber den irrigen Angaben Morgenstern's ausdrücklich hervorheben muss.

Was meine Untersuchungen über die weitere Entwicklung der Zähne bei Kindern betrifft, so kann ich mich ganz kurz fassen, da die makroskopischen Ergebnisse fast völlig mit den Angaben übereinstimmen, welche Zuckerkandl in seiner umfangreichen Arbeit in Scheff's Handbuch der Zahnheilkunde (Wien 1890) giebt. Wo Abweichungen vorkommen, da beruhen dieselben lediglich auf den grossen Variabilitäten, welche überhaupt und speciell nach der Geburt in der Entwicklung der Zähne vorkommen.

Kind, 4 Monate alt. Oberkiefer.

Die Krone des I. Milchschneidezahns ist 6—7 mm hoch. Geringe Wurzelbildung.

II. Milchschneidezahn: Krone 5 mm hoch.

Milcheckzahn: Krone $4^1/_2$—5 mm.

Bei den Milchmolaren schwankt die Höhe zwischen 4 bis 5 mm und 3—4 mm. Der erste bleibende Molar zeigt 4 getrennte Zahnscherbchen von 1—$2^1/_2$ mm Höhe. Alle enthalten Zahnbein und Schmelz. Das Ende der Zahnleiste ist über dem I. bleibenden Molaren weiter nach hinten gewachsen und kolbig angeschwollen. Die Zahnsäckchen der bleibenden Schneidezähne haben einen Durchmesser von 3—4 mm, dasjenige des Eckzahns 2 mm. Zahnscherbchen sind bei ihnen noch nicht vorhanden.

Kind, 6 Monate alt. Unterkiefer.

I. Milchschneidezahn: Krone dem Durchbruch nahe, 2 bis $2^1/_2$ mm über der des Nachbarzahns stehend. Wurzel $3^1/_2$ bis 4 mm lang. Ihr tiefster Punkt steht höher als der des Nachbarzahns. Foramen apicale 2 mm weit.

II. Milchschneidezahn: Wurzel $1^1/_2$—$2^1/_2$ mm lang. Foramen apicale 2 mm weit.

Milcheckzahn: Krone 6 mm hoch. Es zeigt sich die erste Spur von Wurzelbildung.

I. Milchmolar: Krone fast völlig ausgebildet, 4—5 mm hoch.

II. Milchmolar: Krone 3—$4^1/_2$ mm hoch.

I. bleibender Molar: Die einzelnen Zahnscherbchen sind noch nicht mit einander verwachsen, 2—$3^1/_2$ mm hoch.

In das kolbig angeschwollene Ende der Zahnleiste hat sich von unten und vorn, also wiederum seitlich, die Papille des II. bleibenden Molaren eingestülpt.

Die Zahnsäckchen der bleibenden Schneidezähne haben etwa 5 mm Durchmesser. Es finden sich Zahnscherbchen von $2^1/_2$—3 mm Höhe. Auch der bleibende Eckzahn hat ein Zahnscherbchen von 1 mm Höhe. In der Gegend der späteren Prämolaren ist die Zahnleiste kolbig angeschwollen.

Im Oberkiefer desselben Kindes ist die Krone des I. Milchschneidezahns noch 2 mm von der Zahnfleischoberfläche entfernt.

Kind 10 Monate alt. Oberkiefer.

I. Milchschneidezahn: Krone 5 mm weit durchgebrochen. Wurzel 7 mm lang. Foramen apicale $1^1/_2$ mm weit.

II. Milchschneidezahn: Krone 2 mm weit durchgebrochen. Wurzel 6—7 mm lang. Foramen apicale 2 mm weit.

Milcheckzahn: Krone vollendet, 2 mm vom Durchbruche entfernt. Wurzel 3 mm lang. Foramen apicale 4 mm weit.

I. Milchmolar: Krone vollendet, dem Durchbruche nahe. Wurzeln schon von einander getrennt 4 mm lang. Foramina apicalia $1^1/_2$—$2^1/_2$ mm weit.

II. Milchmolar: Krone völlig entwickelt. Wurzeltheil 1 bis $2^1/_2$ mm lang. 3 Dentinspangen wachsen in die noch einheitliche Pulpa vor, wodurch die Abgrenzung der 3 Wurzeln von einander bewerkstelligt wird.

I. bleibender Molar: Die früher getrennten Zahnscherbchen sind zu einer 5—6 mm hohen Krone verwachsen. Das Alveolarseptum zwischen dieser und dem II. Milchmolar ist vollendet (Zuckerkandl fand dies erst 2 Monate später).

Am zweiten bleibenden Molaren ist keine bedeutende Aenderung eingetreten.

I. bleibender Schneidezahn: Krone 6—7 mm hoch, 9 mm breit.

II. bleibender Schneidezahn: Krone 4 mm hoch, liegt in schiefer Stellung hinter den beiden Nachbarkronen.

Bleibender Eckzahn: Krone 5 mm hoch.

I. Prämolar: ist soeben angelegt durch seit-

liche Einstülpung der Papille in die verdickte Partie der Zahnleiste. Die Anlage des II. Prämolaren befindet sich noch im Keulenstadium.

Kind 1 Jahr 6 Monate alt. Oberkiefer.

I. Milchschneidezahn: Wurzel 9—10 mm lang. Foramen apicale 1 mm weit.

II. Milchschneidezahn: Wurzel 7—8 mm lang. Foramen apicale von derselben Weite.

Milcheckzahn: Wurzel 5—6 mm lang. Foramen apicale 3 mm weit.

I. Milchmolar: Krone 4 mm weit durchgebrochen. Wurzeln getrennt 6 mm lang. Foramina apicalia $1^1/_2$—2 mm.

II. Milchmolar: Krone noch 3 mm vom Durchbruche entfernt. Wurzeln 2—4 mm lang, noch nicht völlig getrennt von einander.

I. bleibender Molar: Krone 5 mm hoch.

II. bleibender Molar: besitzt ein eigenes Zahnsäckchen von $1^1/_2$ mm Durchmesser und liegt im Zahnfleische an der oberen hinteren Kante seines Vorgängers.

I. bleibender Schneideeckzahn: Krone 6 mm hoch.

II. bleibender Schneideeckzahn: Krone $3^1/_2$ mm hoch. Diese beiden Zähne sind demnach im Vergleich zu vorigem jüngeren Stadium weniger weit entwickelt.

Bleibender Eckzahn: Krone 5 mm hoch.

I. Prämolar: hat ein eigenes Zahnsäckchen von 2 mm Durchmesser mit eigener unvollständiger 1 mm hoher Alveole. Er liegt an der Grenze von Wurzel und Krone des II. Milchmolaren und besitzt noch kein Zahnscherbchen.

II. Prämolar: wurde soeben angelegt durch Einstülpung seiner Papille in den verdickten Schmelzkeim.

Kind 1 Jahr 8 Monate alt. Oberkiefer.

Gegenüber dem vorigen Stadium machen sich keine bedeutenden Aenderungen geltend. Nur der zweite Prämolar hat bereits auch ein eigenes abgegrenztes Zahnsäckchen von 1—$1^1/_2$ mm Durchmesser.

Kind 2 Jahre alt. Oberkiefer.

Die Wurzeln der Milchschneidezähne sind völlig ausgebildet 10—11 mm lang.

Milcheckzahn: Wurzel 9 mm lang. Foramen apicale noch $2^1/_2$ mm weit offen.

I. Milchmolar: Wurzeln etwa 9 mm lang. Foramina apicalia $^1/_2$—1 mm weit.

II. Milchmolar: Krone durchgebrochen. Wurzeln 6 mm lang stehen in gleicher Höhe mit dem unteren Ende des Zahnsäckchens vom Prämolar II. Foramina apicalia 2—3 mm weit.

I. bleibender Molar: Krone vollendet. Erste Spur von Wurzelbildung.

II. bleibender Molar: Zahnsäckchen erbsengross, liegt an der hinteren Fläche der Tuberositas des Oberkiefers in einer tellerförmigen Vertiefung. Von dieser aus läuft eine Knochenfurche zur Alveole des Vorgängers, in welcher die Reste der Zahnleiste eingebettet liegen. Es finden sich 4 Zahnscherbchen von 1—$2^1/_2$ mm Höhe.

I. bleibender Schneidezahn: Krone vollendet etwa 8 mm hoch.

II. bleibender Schneidezahn: Krone 6—7 mm hoch. Ihre Basis liegt in gleiche Höhe mit der Wurzelspitze des Milchzahns.

Bleibender Eckzahn: liegt sehr tief im Kiefer verborgen. Die Spitze seiner 6—7 mm hohen Krone steht in gleicher Höhe mit dem Wurzelende des Milchzahns.

I. Prämolar: Das etwa 6 mm dicke Zahnsäckchen liegt von eigener Alveole umschlossen zwischen den Wurzeln des I. Milchmolaren. Es sind 2 getrennte Zahnscherbchen vorhanden. Das labiale ist grösser 4 mm hoch, das linguale 2 mm.

II. Prämolar: hat noch keine eigene Alveole, sondern liegt frei innerhalb derjenigen seines Vorgängers dessen Gaumenwurzel angelagert. Zahnsäckchen 5 mm dick. Labiales Zahnscherbchen $2^1/_2$ mm, linguales 1 mm hoch.

Der Unterkiefer desselben Kindes bietet einige Abweichungen, indem hier beim II. bleibenden Molaren noch keine Zahnscherbchen vorhanden sind. Der erste Prämolar hat nur ein $3^1/_2$ mm hohes Zahnscherbchen auf dem labialen Höcker; der zweite Prämolar ein eben solches von 1 mm Höhe.

Kind $3^1/_4$ Jahre alt. Oberkiefer.

Die Milchschneidezähne sind wie im vorigen Stadium in ihrer Ausbildung vollendet mit etwa 11 mm langer Wurzel. Dagegen

ist die ebenfalls 11 mm lange Wurzel des Milcheckzahnes noch nicht fertig gebildet, sondern hat noch ein 1 mm weites Foramen apicale.

Die Wurzelbildung am I. Milchmolar ist vollendet. Wurzeln 8—9 mm lang.

II. Milchmolar: Wurzeln noch nicht vollendet 6—7 mm lang. Foramina apicalia 1—2 mm weit.

I. bleibender Molar; Krone völlig entwickelt. Wurzelbildung 1—$1^1/_2$ mm lang. Noch keine Andeutung von Trennung der Wurzeln.

II. bleibender Molar: zeigt fast dieselben Verhältnisse, wie im vorigen Stadium. Doch sind Zahnscherbchen nur rechts vorhanden, während sie links noch fehlen. Ueber dem Molar II frei im Zahnfleische liegt das leicht verdickte Ende der Zahnleiste. Die Einstülpung der Papille für den Weisheitszahn hat noch nicht stattgefunden.

I. bleibender Schneidezahn: Krone vollendet 8—9 mm hoch. Wurzel 1 mm lang entwickelt.

II. bleibender Schneidezahn: Krone 7 mm hoch, noch nicht ganz vollendet.

Bleibender Eckzahn: liegt ganz in der Tiefe, zum Theil unter dem I. Prämolar. Krone 8—9 mm Höhe.

I. Prämolar: liegt von eigener Alveole umschlossen zwischen den Wurzeln seines Vorgängers. Beide Zahnscherbchen zu einer einheitlichen 5—6 mm hohen Krone verschmolzen.

II. Prämolar: hat dieselbe Lagerung wie der vorige. Zahnscherbchen noch getrennt, labiales 2—$2^1/_2$ mm, linguales 1 mm hoch.

Was die erste Anlage des Weisheitszahnes betrifft, so kann ich darüber keine eigenen Angaben machen. Magitot giebt an, dass derselbe im 3. Lebensjahre entstünde. Bei meinem Stadium von $3^1/_4$ Jahre war die Einstülpung der Papille noch nicht erfolgt. Dieser Vorgang wird sich selbstredend wieder genau ebenso gestalten, wie bei Entstehung des Molar II, indem sich die Papille von unten resp. oben und vorn, also seitlich in das verdickte Ende der Zahnleiste einstülpt. Es ist somit die Möglichkeit gegeben, dass die Leiste hinter und über dem Weisheitszahne horizontal nach hinten weiter wächst und somit vielleicht Anlass giebt zur Entstehung eines vierten Molaren. In der That fand

Zuckerkandl[1]) bei einem Kinde von 12 Jahren hinter dem Weisheitszahne ein Knochengrübchen und darin einen Fortsatz der Kieferschleimhaut, welchen er ganz richtig als rudimentäre Anlage eines 4. Molaren, also als letzten Rest der Zahnleiste deutet. Ob nun das Ende der Zahnleiste öfter hinter dem Weisheitszahne etwas weiter wächst, oder, wie wahrscheinlich, meist ganz in der Anlage des Weisheitszahnes aufgeht, darüber können nur weitere zahlreiche Untersuchungen von 10—20jährigen Menschenkiefern Aufschluss geben. Zuckerkandl fand die erste Anlage des Weisheitszahnes im 5. Lebensjahre, und dürfte dies nach meiner Anschauung in der That das Durchschnittsalter für die Entstehung dieses Zahnes sein.

Meine Untersuchungen über die feineren Details in der Histogenese der Zähne sind noch nicht zum Abschlusse gediehen. Doch stimme ich im Grossen und Ganzen den Anschauungen bei, welche V. v. Ebner in dem oben erwähnten Handbuche der Zahnheilkunde darlegt. Die Darstellung von der Histogenese des Schmelzes und Zahnbeins, welche Morgenstern in demselben Werke giebt, ist, wie schon erwähnt, als vollkommen verfehlt zu betrachten. Die Fehlerquellen liegen für jeden Unbefangenen so auf der Hand, dass es unnöthig erscheint, näher darauf einzugehen.

Bekanntlich sind die Autoren bezüglich der Entwicklung von Zahnbein und Schmelz in zwei Lager geschieden mit den Devisen: Secretion (Kölliker u. a.) oder Umwandlung (Waldeyer u. a.). Wie v. Ebner ganz richtig ausführt, liegt hierin gar nicht der springende Punkt der Frage, sondern es handelt sich zunächst darum: *Sind es von Anfang bis zu Ende dieselben Zellen, welche die Bildung der Hartsubstanzen besorgen, oder treten immer neue Zellen an Stelle der durch Umwandlung völlig zu Grunde gegangenen?* Nach meinen bisherigen Beobachtungen muss ich mich der ersteren Ansicht anschliessen. Ob nun die Enden der Zellen die Grundsubstanz der Hartgebilde einfach secerniren oder, wie wahrscheinlich, sich direct in dieselbe umwandeln und die Zellen dann am entgegengesetzten Pole, wo der Kern liegt,

1) Dr. Julius Scheff's Handb. der Zahnheilkunde. Wien 1890.

immer weiter wachsen, dies ist eine bisher offene, aber mehr untergeordnete Frage.

Gleichwie das schon Waldeyer einmal vorgeschlagen hat, möchte ich mir noch einmal den Vorschlag erlauben, das Schreckgespenst der „membrana praeformativa" aus der Litteratur zu verbannen. Eine membrana praeformativa in Form eines specifischen Häutchens giebt es nicht; sie ist stets ein Kunstproduct, nämlich entweder eine Schicht noch unverkalkten Zahnbeins oder eine Schicht unverkalkten Schmelzes. Will man durchaus den Namen beibehalten, so muss man stets darüber in Klarheit sein, dass es dann zwei membranae praeformativae giebt, die äusserste Schicht des Schmelzes und die innerste des Zahnbeins. Zur Zeit, wo sich Zahnbein und Schmelz gleichzeitig entwickeln, liegen diese beiden sogenannten Membranen selbstredend unmittelbar aufeinander und in diesem Zustande hat sie meiner Auffassung nach Raschkow beschrieben. Sollte sich einmal das Dentin ein wenig früher angelegt haben als der Schmelz oder umgekehrt, so würde man natürlich für kurze Zeit nur eine sogenannte membrana praeformativa haben. Je mehr sich Schmelz und Zahnbein ablagern, desto weiter rücken diese sogenannten Membranen auseinander, hängen aber an der Basis des sich entwickelnden Zahnes immer noch zusammen, ähnlich wie zwei in einander geschachtelte Kegelmäntel von ungleicher Höhe aber gleicher Grundfläche. Vollkommen getrennt von einander werden sie erst von dem Augenblicke an, wo die Schmelzablagerung aufhört und die Wurzelbildung beginnt. Das äussere Häutchen nennt man auch Huxley'sches Häutchen. Dasselbe ist identisch mit Nasmyth's Membran und wird schliesslich zum Schmelzoberhäutchen, welches nichts weiter darstellt, als das letzte etwas modificirte unverkalkte Umwandlungsproduct der Schmelzzellen. Das innere Häutchen, die eigentliche Raschkow'sche Membran, besteht aus dem noch unverkalkten Dentinknorpel und liegt demgemäss immer an der Grenze von Pulpa und Dentin. Wie schon Baume erwähnt, kann man dies Häutchen jederzeit darstellen, indem man Schliffe von embryonalen Zähnen macht. Während dann die verkalkten Zahnbeinschichten gleichmässig abgeschliffen werden, bleibt die Knorpelschicht als zähes, elastisches Häutchen in continuo bestehen und bleibt am Schliffe in Fetzen hängen, ebenso

etwa wie die theilweise hängenbleibende Schale einer Obstfrucht oder gekochten Kartoffel, wenn man dieselbe durchschneidet. Betrachtet man dieses Häutchen unter dem Mikroskope, so erscheint es vielfach siebartig durchlöchert. Diese scheinbaren Löcher stellen den Querschnitt der Toms'schen Fasern dar.

Waldeyer nahm früher an, dass das Schmelzoberhäutchen durch Umwandlung aus dem äusseren Schmelzepithel entstünde. Schon Kollmann wies das Irrige dieser Anschauung nach. Es findet sich allerdings in vielen Fällen bei durchbrechenden Zähnen **über** dem Schmelzoberhäutchen noch eine Schicht abgeplatteter Epithelzellen, die Reste des Schmelzorgans. Diese Schicht ist es auch, welche bei Säuglingen die schmutzig gelbe Farbe der durchbrechenden Zähne bedingt. Diese Schicht, welche sich z. B. in ähnlicher Weise auch auf den noch unbenutzten Zahnplatten von Protopterus findet, wird aber bald abgestreift und hat mit dem Schmelzoberhäutchen nichts zu schaffen. Auch die Ansicht von Tomes, Wedl, Magitot und Baume, wonach jenes Häutchen aus Kronencement bestehen soll, ist unhaltbar, seitdem mehrfach nachgewiesen wurde, dass z. B. bei Nagern unter dem Kronencement noch ein eigentliches Schmelzoberhäutchen existirt. Ob überhaupt beim Menschen Kronencement je vorkommt, oder ob die Vermuthung von v. Ebner und Schwalbe richtig ist, wonach die von Tomes, Baume u. a. gefundenen Knochenlacunen eingekeilte Zellen aus dem Steinkerne einer Birne sind, darüber sind die Akten noch nicht geschlossen. Aber selbst wenn das letztere nicht der Fall wäre, und sich ausnahmsweise auch beim Menschen ab und zu Kronencement vorfände, so würden dadurch unsere Ansichten von der wahren Natur des Schmelzoberhäutchens in keiner Weise beeinflusst werden können.

Wie ich schon oben erwähnte, ist die Bildung von Zahnbein stets abhängig von der Anwesenheit einer epithelialen Schmelzmembran. Vor einigen Jahren wies v. Brunn[1]) nach, dass bei Zähnen von Nagern nach Abschluss der Schmelzbildung das Schmelzepithel weiterwachse und gleichsam die Ma-

---

1) A. v. Brunn, Ueber die Ausdehnung des Schmelzorgans und seine Bedeutung für die Zahnbildung. Archiv für mikrosk. Anat. Bd. 29, 1887.

trize abgebe für die Form der Wurzeln. Hertwig[1]) nannte bei Amphibien diesen nicht zur Schmelzbildung verwendeten Theil des Schmelzorgans Epithelscheide, einen Namen, welchen v. Brunn adoptirt. Tomes[2]) wies diese Epithelscheide nach bei den schmelzlosen Zähnen von Tatusia peba, Pouchet et Chabry[3]) bei Bradypus tridactylus, ich selbst neuerdings bei Tatusia hybrida, Dasypus novemcinctus, sowie beim Opossum. V. v. Ebner giebt an, dass er bei einem Kinde von $3^1/_2$ Jahren am Milcheckzahne diese Epithelscheide nicht auffinden konnte. Demgegenüber kann ich auf Grund meiner Untersuchungen die Angaben, welche v. Brunn von Nagerzähnen macht, auch beim Menschen in jeder Hinsicht bestätigen.

Bei Säugethieren mit bewurzelten Zähnen findet sich Schmelz nur in der Ausdehnung, als vorher die Sternzellenschicht der Schmelzpulpa angelegt war. Nun zeigen sich beim Neugeborenen an der Basis der sich bildenden Krone vom Milcheckzahne und lateralen Schneidezahne noch Reste der Schmelzpulpa. An deren unterstem Ende gehen die umsäumenden Schichten des inneren und äusseren Schmelzepithels, wie auch früher, direct ineinander über; die Schmelzbildung ist eben noch nicht abgeschlossen. Das äussere Epithel ist allerdings nach oben zu nur eine kurze Strecke in seiner Continuität erhalten und wird dann in der früher beschriebenen Weise aufgelöst.

Beim mittleren Milchschneidezahne liegen die Verhältnisse anders. Hier ist die Schmelzbildung soeben abgeschlossen, der letzte Rest der Schmelzpulpa verschwunden. Inneres und äusseres Epithel liegen nun direct aufeinander und bilden um die nach unten wachsende Wurzelpulpa ringsum eine epitheliale Scheide, welche unterhalb der Schmelzgrenze nach innen zu zunächst eine kleine Strecke Zahnbeins, weiterhin die sich bildende Odontoblastenschicht begrenzt. Aehnlich wie das v. Brunn in Figur 5

1) O. Hertwig, Ueber das Zahnsystem der Amphibien etc. Archiv für mikr. Anatomie Bd. 11, 1874. Supplementheft.

2) Ch. Tomes, On the Existence of a Enamel Organ in Armadillo. Quart, Journ. of microsc. sc., S. 44.

3) Pouchet et Chabry, Contributions à l'odontologie de mammiférer. Journ. de l'anat. et de la physiologie, XX, 149.

und 6 seiner Arbeit darstellt. Im vorliegenden Stadium lassen sich die beiden Epithelschichten noch deutlich erkennen und haben ihren früheren Charakter gewahrt. Später wird daraus eine einzige Schicht mit ziemlich abgeplatteten Zellen von derselben Form, wie sie früher das äussere Schmelzepithel besass. Diese Schicht ist, wie v. Brunn ganz correct beschreibt und in Figur 7 abbildet, immer nur eine kurze Strecke von der Spitze der wachsenden Wurzel aus nach oben hin verfolgbar und wird sodann durchwachsen und aufgelöst von den Zellen des nun in Function tretenden Cementorgans. Die Epithelscheide und mit ihr das Zahnbein wächst so lange weiter, bis die Wurzelbildung nahezu vollendet ist. Die Spitze der Wurzeln wird bekanntlich nur von Cement gebildet. Dieses Letztere scheint sehr spät erst gebildet zu werden, wenigstens fand ich es z. B. auf der 6—7 mm langen Wurzel eines eben durchgebrochenen lateralen Milchschneidezahns vom 10 monatlichen Kinde nur in ganz dünner Schicht. Meine Untersuchungen hierüber sowie über das Verhältniss des Zahnsäckchens zum späteren Periost der Alveole sind noch nicht abgeschlossen.

Die Principienfrage des Diphyodontismus will ich hier nur kurz berühren. Verschiedene Forscher, besonders Archäologen, behaupten, dass dieser Diphyodontismus nur scheinbar sei und sich in Wahrheit kein principieller Unterschied zwischen Milchzähnen und bleibenden Zähnen finde. Auch Baume vertritt diese Ansicht mit einem grossen Aufwand von Dialektik. Diese Forscher stützen sich besonders auf die Thatsache, dass bei den Beutelthieren, Cetaceen und Edentaten kein oder nur ein theilweiser Zahnwechsel stattfindet.

Die Möglichkeit zugegeben, dass die vielreihige Bezahnung der niederen Vertebraten bei den früheren Zwischenformen zwischen Reptil und Säuger sich völlig zurückgebildet haben könne bis auf eine Reihe, wie sie bei Edentaten und Beutlern vorkommt, dann müsste doch das Schmelzorgan ganz in der Bildung dieser einen Zahnreihe aufgehen. Nun fand ich aber, dass auch bei Tatusia, Dasypus und Didelphys die in Entwickelung begriffenen Zähne sich abschnüren von der Zahnleiste und diese letztere als zusammenhängendes Band fortbesteht, ganz ähnlich, wie dies beim Menschen der Fall ist. Dass bei jenen Thieren sich meistentheils keine zweite Zahnreihe ausbildet, ist eine

ganz secundäre Abänderung, ein weiterer Rückbildungsprocess. Dass bei den directen Vorfahren jener weit seitlich vom Hauptstamme abgezweigten Thiergattungen ein wirklicher Zahnwechsel vorkam, das beweist das Vorhandensein einer gut erkennbaren Zahnleiste hinter der Reihe der ausgebildeten Zähne.

Im Gegensatze zu dem reducirten Zahntypus der Edentaten stellt nach meiner Ansicht der wurzellose, immerwachsende Zahn das höchste Princip der Zahnentwicklung dar. Hier ist thatsächlich der betreffende Theil der Zahnleiste ganz in der Bildung des Zahnes aufgegangen. Diese Zähne schnüren sich nie von der Leiste ab, derart, dass dieselbe hinter ihnen weiter wächst.

Also kurz: Die Zahnentwicklung ist beim Menschen und bei Säugern im Princip genau dieselbe, wie bei den niederen Vertebraten, nur mit dem Unterschiede, dass der vielfache Zahnwechsel jener Thiere bei Säugern meist zu einem einfachen Zahnwechsel zusammengedrängt erscheint. Auch bei Sellachiern wächst die Zahnleiste nicht allein nach hinten, sondern dehnt sich auch allmählich seitlich aus, so dass die hinteren Zahnreihen zahlreichere Zähne haben, als die vorderen. Es finden sich also in den hinteren Reihen distalwärts Zähne, welche in den vorderen Reihen keine Vorgänger haben. Aehnlich verhält es sich mit den bleibenden Molaren des Menschen. **Die Milchzahnreihe entspricht den ersten zusammengedrängten Zahnreihen der niederen Vertebraten. Die Reihe der bleibenden Zähne ist entstanden durch allmähliche Reduction aller folgenden Zahnreihen in eine einzige.**

III. Zusammenfassung der Resultate und Vergleich mit den Angaben früherer Autoren.

Die Zahl der bisher über Zahnentwicklung und Histogenese geschriebenen Arbeiten ist ausserordentlich gross. Zahlreiche Litteraturangaben finden sich in den Arbeiten von Kölliker[1]),

1) Kölliker, „Entwicklungsgeschichte des Menschen" 1879. — „Handbuch der Gewebelehre" 1889.

Waldeyer[1]), Kollmann[2]), Herz[3]), Morgenstern[4]), v. Ebner (Handbuch der Zahnheilkunde). Ebenda wird nächstens ein vollständiges Litteraturverzeichniss von Dr. Sternfeld erscheinen. An dieser Stelle werde ich daher nur auf die wichtigste neuere Litteratur etwas näher eingehen.

Bekanntlich war es Marcusen, welcher zuerst 1849 die epitheliale Herkunft des Schmelzorgans entdeckte und schon sehr genaue Beschreibung des äusseren Epithels etc. giebt. Gegenüber der herrschenden Ansicht von Goodsir konnte derselbe aber ebensowenig durchdringen als wie Huxley, der sich ihm anschloss.

Im Jahre 1863 endlich stellte Kölliker diese epitheliale Abstammung ausser Zweifel in seiner bekannten Arbeit: „Die Entwicklung der Zahnsäckchen der Wiederkäuer." Kurz nachher erschienen mehrere Arbeiten von Waldeyer, worin derselbe die Angaben von Kölliker beim Menschen bestätigte und erweiterte. Die erste Entwicklung hat Waldeyer nicht gesehen und pflichtet daher ebenfalls der irrigen Ansicht von Robin und Magitot bei, wonach sich die Zähne im Unterkiefer früher entwickeln sollen als im Oberkiefer. Die erste Anlage geschieht, wie oben erwähnt, in beiden Kiefern ziemlich gleichzeitig. Richtig ist allerdings, dass die Zahnleiste in der Gegend des Zwischenkiefers bei weiterem Wachsthum stets relativ niedrig bleibt und hier auch in ihrer Continuität am frühesten unterbrochen wird.

Da Waldeyer die gemeinsame Anlage von Lippenfurchenleiste und Zahnleiste nicht gesehen hatte, so deutet er die meist durch Resorptions- oder auch Macerationserscheinungen aufgequollenen Epithelien der Lippenfurche und des späteren Lippenwalls nicht als Reductionsvorgänge, sondern als neue Wucherung, ein Irrthum, der dann schon von Kollmann erkannt und richtig gestellt wurde.

Waldeyer sagt ganz richtig: Beim Menschen ist zur Zeit

1) W. Waldeyer, „Bau und Entwicklung der Zähne" in Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. 1871.

2) J. Kollmann, „Entwicklung der Milch- und Ersatzzähne beim Menschen". Zeitschrift für wiss. Zoologie Bd. 20, 1870.

3) Hertz, Untersuchungen über den feineren Bau und die Entwicklung der Zähne. Virchow's Archiv Bd. 37, 1866.

4) Morgenstern, Untersuchungen über den Ursprung der bleibenden Zähne. Monatsschrift für Zahnheilkunde. 1885.

der ersten Zahnanlage der Kiefer glatt vom Epithel überzogen, ohne Furchen und Leisten; die erste Zahnanlage ist also früher da, als irgend eine Zahnfurche oder ein Zahnwall. In seinen Figuren (auf Tafel IV der Königsberger medicinischen Jahrbücher vom Jahre 1864) stellt Waldeyer das wagerecht nach hinten gerichtete Wachsthum der Zahnleiste, sowie die seitliche Einstülpung der Papille sehr correct dar, ohne freilich die wesentliche Bedeutung dieses Vorganges zu kennen. Bezüglich der ersten Anlage der secundären Schmelzkeime hat sich Waldeyer geirrt. Was er in seinen Figuren 4 und 5 als solche darstellt, sind bedeutungslose Ausstülpungen der Leiste resp. der Zahnanlage. Bei den angegebenen jungen Stadien hat eine Abschnürung der Milchzahnanlagen von der gemeinsamen Leiste noch nicht stattgefunden. In einer späteren Arbeit beschreibt dann Waldeyer die Entstehung der Ersatzzähne ebenso wie Kölliker und Kollmann durch „Wucherung aus dem Halse des Schmelzorgans." Bezüglich der weiteren Schicksale der Zahnleiste theilt Waldeyer den Irrthum von Köllicker, Kollmann und allen bisherigen Forschern, indem er die Continuität derselben sehr früh zu Grunde gehen lässt, sodass schon in der 14. bis 15. Woche (nach Kollmann) die einzelnen Schmelzorgane völlig von einander isolirt seien und jeder einzelne nur noch durch einen schlauchförmigen Verbindungsstrang mit dem Epithel des Kiefers zusammenhinge. Diesen Strang nennt Waldeyer „Hals des Schmelzorgans", ein Name, der dann später auch auf die Querschnitte der Verbindungsbrücken übertragen worden ist. Es wurde schon oben auseinandergesetzt, wie wenig geeignet dieser aus einer irrigen Anschauungsweise entstandene Name für die Darstellung des thatsächlichen Befundes ist.

Hertz kommt in seiner Arbeit im Allgemeinen zu denselben Resultaten, wie seine beiden Vorgänger, nur verwechselt er den bei Wiederkäuern im Bereiche der Backenzähne vorhandenen epithelialen Zahnwall Kölliker's mit dem Kieferwall Waldeyer's und übt an der sehr correcten Darstellung des letzteren Autors ungerechtfertigte Kritik, ohne zu bedenken, dass in vielfacher Hinsicht doch noch Unterschiede existiren in der Entwicklung von Mensch und Rind. Die erste Anlage der Ersatzzähne glaubt Hertz zu finden theils in einer doppelten Anlage der

Zahnleiste (Fig. 2), theils in Wucherungen der Leiste direct unter der Schleimhaut (Fig. 4). Beides ist unrichtig, wie schon Kollmann nachwies. Was Hertz darstellt, ist theils die Anlage der Sublingualis, theils eine unwesentliche Wucherung der Leiste, wie sie ja später vielfach auftritt. Von der Anlage der Ersatzzähne ist in Wahrheit bei so frühen Embryonalstadien nichts zu sehen.

Auch Kollmann hat die erste Anlage der Zahnleiste nicht beobachtet. Er findet diese zuerst um die achte Woche (60—65. Tage) als „jenen zusammenhängenden, an einzelnen Stellen knotig angeschwollenen Strang von Epithelien, der hufeisenförmig auf dem ähnlich angelegten Kiefer liegt und schon längst den deutschen Beobachtern bekannt ist“. Auch diesem Autor ist die früher gemeinsame Anlage von Zahnleiste und Lippenfurchenleiste unbekannt, doch schildert er gegenüber Waldeyer die Anlage der Lippenfurche sehr correct als hervorgegangen durch oberflächliche Resorption der in die Tiefe gewachsenen Epithelien. Auch Kollmann giebt irriger Weise an, dass die Zahnanlage im Unterkiefer früher entstünde als im Oberkiefer. Ferner theilt er die irrige Anschauung, dass die Zahnleiste in continuo sehr früh zu Grunde gehe und nun jedes Schmelzorgan abgeschlossen für sich fortbestehe. Hinsichtlich der Anlage der Ersatzzähne theilt Kollmann die Annahme Kölliker's, wonach dieselben durch seitliche Wucherung der Epithelzellen im sogenannten „Halse des Schmelzorgans“ hervorgehen sollen. Kollmann giebt aber ausdrücklich an, dass die Zellen, welche Kölliker's „secundäre Schmelzkeime“ bilden, nicht aus der Milchzahnanlage heraus gewuchert sind. Aus seiner Darstellung geht deutlich hervor, dass er die secundären Schmelzkeime für directe Fortsetzungen der Reste der ursprünglichen Zahnleiste hält, die er sich allerdings nicht als siebartig durchlöcherte Platte, sondern in 20 völlig isolirte schlauchartige Epithelgebilde zerlegt denkt. Ferner hat Kollmann die progressive Entwicklung der Zahnanlagen von vorn nach hinten schon ganz richtig erkannt, eine Thatsache, die ich gegenüber Morgenstern betonen muss, weil derselbe die Priorität jener Entdeckung für sich in Anspruch nimmt. Die Darstellung, welche Kollmann von der bei älteren Föten sichtbaren Zahnfurche und den sie begrenzenden Zahnwällen giebt,

stimmt mit meinen eigenen Beobachtungen im Princip genügend überein. Auch schreibt Kollmann gleich mir jedem Reste der Zahnleiste die Fähigkeit zu, gelegentlich zu wuchern und Anlass zur Entstehung von Zahngebilden jeder Art zu geben.

Die relativ meisten Arbeiten über Entwicklung und Histogenese der Zähne hat unstreitig Magitot geschrieben, theils in Verbindung mit Robin, theils mit Legros. Nächst mir hat der französische Forscher die meisten menschlichen Fötalstadien untersucht hinsichtlich ihrer Zahnentwicklung. Auch er sah die erste Anlage nicht, wie ich aus seiner letzten Arbeit vom Jahre 1881 ersehe. Die erste Anlage lässt er zwischen dem 40. bis 50. Tage entstehen, wobei jedoch zu betonen ist, dass das Alter seiner kleineren Embryonen viel zu gering taxirt wurde. So nennt er einen Embryo von 3 cm Länge 7 Wochen alt statt $9^{1}/_{2}$—10; einen Embryo von 3—4 cm Länge 9 Wochen statt 11 etc. Magitot überzeugte sich erst ziemlich spät von der Wahrheit der Darstellung, welche unsere genannten deutschen Forscher über die Entwicklung der Zahnleiste gaben. Bezüglich der Anlage der Ersatzzähne schliesst er sich später an Kölliker an und betont besonders, dass die Zellen der secundären Schmelzkeime aus den Verbindungssträngen der Milchzähne herauswuchern sollen. Ob diese Verbindungsstränge, „der Hals des Schmelzorgans“, zum Milchzahne gehöre oder zur Leiste, darüber spricht sich Magitot vorsichtiger Weise nicht näher aus, ebenso wenig wie Waldeyer, Kölliker und Hertz. Im Uebrigen beschreibt Magitot die Wucherungen des äusseren Schmelzepithels, sowie die Wucherungen und Rückbildungen der Zahnleiste sehr correct, ohne freilich ein genügendes körperliches Bild von diesen Vorgängen zu haben. Dies kann man sich eben im vorliegenden Falle fast nur durch Reconstruction verschaffen.

Morgenstern fusst ganz auf den Untersuchungen von Magitot, geht aber noch weiter als der französiche Forscher, indem er die sogenannten „Verbindungswurzeln“, die Querschnitte meiner oben beschriebenen Verbindungsbrücken, durchaus zum Milchzahne rechnet und somit die bleibenden Zähne durch Wucherung aus dem Schmelzorgane der Milchzähne hervorgehen lässt. Wie verfehlt diese Anschauung ist, geht aus den oben mitgetheilten Befunden hervor. Weiter betont Morgenstern

die schon von Kollmann genügend erkannte und eigentlich selbstverständliche continuirliche Entwicklung der Zahnleiste und Zähne von vorn nach hinten. Endlich gibt er eine ziemlich unklar gehaltene Schilderung über die Entstehung der beiden letzten Molaren. Danach soll der erste und dritte Molar direkt aus der Zahnleiste, der zweite aber schon im 6. oder 7. Fötalmonate aus dem Schmelzorgane des ersten Molaren entstehen. Nach Magitot entsteht der zweite Molar aus dem Halse des ersten im dritten Monate nach der Geburt, der Weisheitszahn in ähnlicher Weise aus dem zweiten Molaren im dritten Lebensjahre. Es ist möglich, dass die genannten Keime in den Präparaten Magitot's um diese Zeit schon vorhanden waren; ich selbst habe sie erst später nachweisen können.

Eine bemerkenswerthe Arbeit über Zahnentwicklung in der Neuzeit stammt von R. Baume[1]). Derselbe geht von der durchaus unbegründeten Annahme aus, dass die meisten früheren Forscher die Ersatzzähne als Abkömmlinge der Milchzähne betrachteten. (Mit Ausnahme von Morgenstern sowie anscheinend von Tomes thut dies keiner der früheren Autoren in ausgesprochener Weise.) Nun hat Baume vergleichend anatomische Forschungen angestellt und hat den ganz richtigen Grundgedanken, dass der bleibende Zahn direkt aus der Epithelleiste entstehen müsse und nicht vom Milchzahne abstammen könne. Dass schon Kollmann dieselbe Ansicht hatte und überhaupt von allen Forschern der Wahrheit am nächsten kam hinsichtlich Entstehung der bleibenden Zähne, dies und noch einige andere Angaben der Litteratur übersah Baume oder hebt sie wenigstens nicht genügend hervor.

Baume hat alle möglichen Thierspecies untersucht, aber, wie mir scheint, keines mit der nöthigen Gründlichkeit und in der nöthigen fortlaufenden Reihenfolge. Bezüglich der ersten Entwicklung schliesst er sich eng an Waldeyer und Kölliker an. Dagegen lässt er Kölliker's secundäre Schmelzkeime entgegen den Angaben aller bisherigen Autoren nicht zum Keime der Ersatzzähne werden, sondern behauptet. diese Keime gingen ebenso zu Grunde wie der grösste Theil der Zahnleiste und wie

1) Baume, Odontologische Forschungen. 1882. — Lehrbuch der Zahnheilkunde. 1890.

ihre Verbindungsbrücken. Nun seien die Milchzähne völlig isolirt. „Ein Verbindungsstrang des Milchzahnes mit dem bleibenden ist, wie ich (Baume) nochmals hervorheben muss, längst verloren gegangen. Die Autoren, welche hier einen Verbindungsstrang abbilden, haben sich nicht recht orientirt. Ein dunkler Saum, wie wir ihn stets in der Umgebung der Zahnanlagen finden, täuscht sehr leicht einen Zusammenhang mit dem Mundhöhlenepithel in Form eines Verbindungsstranges vor. Dieser Saum erweist sich aber bei genauer Betrachtung nicht als Epithel, sondern als Bindegewebe der Umgebung." Die bleibenden Zähne lässt Baume nach seiner Schätzung im letzten Viertel der Schwangerschaft entstehen und zwar direkt unter dem Zahnfleische aus den Resten der Zahnleiste, welche mit dem Mundhöhlenepithel mehr oder minder in Verbindung geblieben sind.

Die Fehlerquellen Baume's liegen offen zu Tage. Baume hat nicht in genügender Reihenfolge die verschiedenen embryonalen Stadien, speciell der späteren Zeit untersucht, verfügte auch anscheinend damals noch nicht über die feine mikroskopische Technik, um in jedem Falle Epithelreste von verdichteten Bindegewebssträngen unterscheiden zu können. Und so kam er infolge seiner nicht genügenden Untersuchungen aber reichen Phantasie zu falschen Deutungen.

G. Pouchet et L. Chabry (contributions à l'odontologie des Mammifères, Journal de l'anatomie et de la physiologie Bd. XX 1884) geben bei der Zahnentwicklung vom Schaaf und anderen Mammalien über die Entstehung der Lippenfurche genau dieselbe Darstellung, wie ich sie oben beim Menschen entwickelt habe. Den Epithelwall im Bereiche der Backenzähne der Wiederkäuer nennen sie „mur saillant", die Lippenfurchenleiste „mur plongeant". Von der letzteren behaupten sie sehr correct, dass sie sich in der ganzen Ausdehnung des Kiefers erstreckt, selbst an Stellen, wo später keine Zähne stehen z. B. in der Schneidezahnregion des Oberkiefers. In Ueberstimmung mit Waldeyer und mir kommen die beiden Autoren zu dem Schlusse, dass die Zahnwälle, auf welche frühere Autoren soviel Werth legten, auch bei Wiederkäuern keine wesentlichen Beziehungen zur Entwicklung der Zähne haben. „En effet ce mur plongeant occupe chez l'embryon de 4 cent (mouton) la place, que prendra

plus tard la sillon labio-gingival; il en présente la forme et les dimensions."

Zuckerkandl und v. Ebner, welche in ihren Arbeiten die Zahnentwicklung auch leicht streifen, stehen auf demselben Standpunkte wie Kölliker, Kollmann und Waldeyer.

Zum Schlusse möchte ich die Punkte noch einmal hervorheben, welche in meiner Arbeit neu oder näher präcisirt erscheinen:

1) Die erste Spur der Zahnleiste findet sich gleichzeitig in beiden Kiefern in Gestalt einer auf Durchschnitten halbkugeligen, aus noch nicht differenzirten rundlichen Zellen bestehenden Wucherung des Kieferepithels und zwar im embroynalen Alter von 34—40 Tagen. Der Meckel'sche Knorpel beginnt um die Zeit gleichfalls sich anzulegen.

2) Schon beim Embryo von 17 mm im Alter von etwa 48 Tagen hat sich die einfache Leiste in zwei senkrecht zu einander liegende secundäre Leisten gespalten. Die flachere lotrecht in den Kiefer hinein verlaufende ist die Lippenfurchenleiste, die höhere wagerecht nach hinten gehende ist die eigentliche Zahnleiste. Um diese Zeit besteht die tiefste Schicht des Epithels schon aus hohen Cylinderzellen.

3) Die Lippenfurche und damit die Abgrenzung des Lippenwalles vom Kieferwalle entsteht in der Weise, dass entsprechend dem weiteren Wachsthum der Lippenfurchenleiste in die Tiefe die oberflächlichsten Schichten des Epithels der Leiste resorbirt werden. Infolge dessen kommt es zur allmählich von der Mitte nach beiden Seiten fortschreitenden völligen Trennung von Zahnleiste und Lippenfurchenleiste, von Lippe und Kiefer.

4) Die Zahnfurche, wie man am Besten die seichte Furche bezeichnet, welche entlang der Verbindungslinie von Zahnleiste und Kieferepithel verläuft, findet sich anfangs auf der Vorderseite des Kieferwalls und wandert dann, ebenfalls wieder progressiv von der Mitte nach hinten fortschreitend, in Form einer Schraubenlinie über die Höhe des Kiefers nach dessen hinterer Fläche.

5) Die Zahnleiste, welche anfangs im Kiefer horizontal nach hinten verläuft, verändert infolge des Wachsthums der Milchzähne

gleichzeitig ihre Lage und stellt sich in leichtem Bogen mehr und mehr senkrecht.

6) Die Zahnleiste nimmt an ihrer freien Kante einen wellenförmigen Verlauf. Die 10 Wellenberge wachsen zu kolbigen Epithelverdickungen an und stellen die erste Anlage der Milchzähne dar.

7) In der 10. Woche, beim Embryo von 3,2 cm, beginnt entweder gleichzeitig oder in rascher Reihenfolge die Einstülpung der Papillen in die vorhin erwähnten Verdickungen, und zwar stülpen sich diese bindegewebigen Papillen nicht am tiefsten Punkte jener ein, sondern **seitlich.** Auf diese Weise kann die Zahnleiste bei dem in der 14. Woche beginnenden Abschnürungsprocesse der Milchzähne hinter denselben ungehindert weiter in die Tiefe wachsen.

8) Schon in der 14. Woche zeigt die Zahnleiste geringgradige, unregelmässige Wucherungen. In der 17. Woche sind dieselben deutlich ausgesprochen und zugleich beginnt zunächst im Bereiche der Schneidezähne eine partielle Durchlöcherung der Leiste Platz zu greifen.

9) In der 24. Woche ist im Bereiche der Vorderzähne die Zahnleiste eine vielfach siebartig durchlöcherte, mit Zacken und Vorsprüngen versehene Platte; im Bereiche der Backenzähne ist sie dagegen noch ganz glatt und wenig durchlöchert. Die wellenförmige Gestalt des unteren Randes hat sich erhalten. Die Milchzähne sitzen jetzt vor und etwas medial von den undurchlöcherten und verdickten Wellenbergen. In diese Verdickungen stülpen sich ebenfalls wieder seitlich, von der Seite der Milchzähne her, die Papillen der bleibenden Zähne ein und zwar zunächst an den Schneidezähnen.

10) Hinter dem zweiten Milchmolaren ist die Zahnleiste schon in der 14. Woche nach hinten gewachsen. In der 17. Woche hat sich ihr Ende verdickt. In diese Verdickung stülpt sich ebenfalls seitlich die Papille des I. bleibenden Molaren ein.

11) Zur Zeit der Geburt hat sich auf Molar I soeben das erste Zahnscherbchen angelegt. Die Zahnanlage selbst hängt noch durch eine breite Verbindungsbrücke mit der Leiste zusammen. Gleich dahinter hört die Leiste als nicht verdickte kurze Platte auf, welche im Zahnfleische hinten über Molar I liegt.

12) Im sechsten Lebensmonate des Kindes ist die Leiste über Molar I hinweg weiter nach hinten gewachsen, ihr Ende hat sich verdickt. Wiederum seitlich, also im Unterkiefer von vorn unten, hat sich die Papille von Molar II eingestülpt.

13) Beim Kinde von $3^1/_4$ Jahren bietet die Leiste über dem zweiten Molar dasselbe Bild dar, wie zur Zeit der Geburt über Molar I (siehe Modell VI). Der Weisheitszahn entsteht in derselben Weise durch seitliche Einstülpung in das verdickte Leistenende, wie seine beiden Vorgänger, durchschnittlich im 5. Jahre. Danach ist auch die Möglichkeit für das Entstehen eines Molar IV leicht gegeben, ebenso wie im Bereiche der Vorderzähne die Entstehung einer dritten Dentition. Bei der ausserordentlichen Adaptationsfähigkeit der Zahnleiste ist sogar die Möglichkeit vorhanden, dass hinter resp. über den bleibenden Molaren Reste der Leiste bestehen bleiben und auch hier zu weiteren Zahnbildungen Veranlassung geben.

14) Die Beobachtungen, welche v. Bruns bei Nagern über die Hertwig'sche Epithelscheide machte, kann ich beim Menschen voll und ganz bestätigen. Auch hier findet sich eine Epithelscheide, welche gleichsam die Matrize für die Wurzelbildung abgiebt. Sobald das Wachsthum dieser Wurzelscheide aufhört, ist auch die Bildung des Zahnbeins zu Ende, und die Wurzelspitze wird daher nur von Cement dargestellt[1]).

---

1) Nach mündlichem Berichte Dr. Fleischmann's in Erlangen hat derselbe ebenso wie sein Schüler Dr. Mahn sich nachträglich ebenfalls von der Existenz der Epithelscheide bei Nagern und Raubthieren (Katze) überzeugt.

Menschlicher Embryo		Milchzähne					Bleibende Zähne								
Grösse	Alter	Incisivus medialis	Incisivus lateralis	Caninus	I. Molar	II. Molar	Incisivus medialis	Incisivus lateralis	Caninus	I. Prämolar	II. Prämolar	I. Molar	II. Molar	III. Molar
12—15 mm	34—40 Tage	Gleichzeitig in beiden Kiefern findet sich die erste Anlage einer einfachen epithelialen, bogenförmigen Leiste, welche aus einer Wucherung noch nicht differenzirter Zellen im Kiefermesoderm besteht. Keine Spur von Knochen. Erste Spur der Cartilago Meckelii.												
17 mm	48 Tage	Die einfache Leiste hat sich in zwei secundäre gespalten. Die flachere Lippenfurchenleiste geht senkrecht nach unten resp. oben, die eigentliche Zahnleiste wagerecht nach hinten. Die tiefste Lage des Epithels besteht aus hohen Cylinderzellen. Cartilago Meckelii völlig entwickelt. Erste Spur von Knochenbälkchen in beiden Kiefern. Seichte Lippenfurche.												
2,5 cm	9 Wochen	Modell I. Die Zahnleiste zeigt am freien Rande Erhöhungen abwechselnd mit dazwischenliegenden Vertiefungen. Der Scheitel der Leiste verläuft also in Gestalt einer mehr oder weniger regelmässigen Wellenlinie.												

3,2 cm	10 Wochen	Die Erhöhungen der Leiste sind kolbig verdickt; in diese Erhöhungen stülpen sich seitlich die Papillen ein. 8 Papillen vorhanden.								
4 cm	$11^1/_2$ Wochen	Modell II. In jedem Kiefer haben sich alle 10 Papillen eingestülpt. Lippenfurche sehr vertieft durch Resorption der oberflächlichen Epithellagen der Lippenfurchenleiste.								
$11^1/_2$ cm	14 Wochen	Modell III. Die Zahnleiste verläuft in leichtem Bogen nach hinten und unten resp. oben, in den Kiefer hinein. Ihr freier Rand bildet nach wie vor eine Wellenlinie. Die Milchzähne sitzen wie Schwalbennester nach vorn zu an den Erhöhungen der Leiste und haben sich schon mehr oder weniger abgeschnürt. Erste Entwicklung der Sternzellen der Schmelzpulpa. Hinter Milchmolar II geht die Leiste als dünne Platte ohne Verbindung mit dem Kieferepithel noch eine Strecke weit in das Kiefermesoderm hinein.								

Menschlicher Embryo		Milchzähne					Bleibende Zähne							
Grösse	Alter	Incisivus medialis	Incisivus lateralis	Caninus	I. Molar	II. Molar	Incisivus medialis	Incisivus lateralis	Caninus	I. Prämolar	II. Prämolar	I. Molar	II. Molar	III. Molar
18 cm	17 Wochen	Modell IV. Die Vorderzähne sind schon fast ringsum von der Leiste abgeschnürt und hängen nur noch mit derselben durch epitheliale Verbindungsbrücken zusammen. Die Verbindungsbrücken der Molaren sind noch sehr breit. Die Zahnleiste zeigt unregelmässige Wucherungen und Verdickungen; in ihren vorderen Partieen spärliche Durchlöcherungen. Der freie Rand der Leiste bildet nach wie vor eine Wellenlinie. Die Erhöhungen derselben liegen hinter den Milchzähnen. Die Zahnfurche verläuft vorn auf der Höhe des Kieferwalls, im Bereiche der Molaren noch auf der Vorderseite.										Die Papille stülpt sich seitlich in d. verdickte hintere Ende d. Zahnleiste ein		
24 cm	20 Wochen	Die Zahnfurche verläuft schon grösstentheils auf der hinteren Fläche der Kiefer.										Anlage d. Zahnsäckchens		
		Incis. med.	Incis. lat.											
		Erste Spur von Zahnscherbchen												

			Caninus	I. Molar	II. Molar	Incisiv. med.	Incisiv. lat.	Caninus				
30 cm	24 Wochen	Modell V. Zahnleiste und Verbindungsbrücken im Bereiche der Vorderzähne vielfach siebartig durchlöchert und unregelmässig gewuchert. Im Bereiche der Molaren ist dieser Reductionsprocess noch wenig ausgebildet. Die undurchlöcherten und verdickten Erhöhungen der Leiste liegen etwas seitlich in den Zwischenräumen der Milchzähne.	Zahnscherbchen vorhanden	Zahnscherbchen nur auf den vorderen Höckern		Die Papillen haben sich seitlich von vorn und unten resp. oben in die verdickten Partieen der Zahnleiste eingestülpt.		Erste Spur der Papilleneinstülpung eben sichtbar			Schmelzpulpa gut entwickelt.	
36 cm	29 Wochen			Zahnscherbchen auf allen Höckern, aber noch nicht mit einander verschmolzen		Anlage des Zahnsäckchens.			I. Prämolar Betreffende Erhöhung d. Zahnleiste leicht verdickt	II. Prämolar	Zahn schon gut entwickelt u. von d. Leiste abgeschnürt. Breite Verbindungsbrücke	
40 cm	33 Wochen			Zahnscherbchen zur gemeinsamen Krone verschmolzen						Leichte Verdickung des betr. Leistentheiles	Noch kein Zahnscherbchen	

Kinder und deren Alter	Milchzähne					Bleibende Zähne							
	Incisivus medialis	Incisivus lateralis	Caninus	I. Molar	II. Molar	Incisivus medialis	Incisivus lateralis	Caninus	I. Prämolar	II. Prämolar	I. Molar	II. Molar	III. Molar
	Höhe der Zahnscherbchen = Z, Länge der Wurzeln = W.												
Neugeborenes	Z = $4^1/_2$ mm	Z = 4 mm	Z = $2^1/_2$ mm	Z = $2^1/_2$—3 mm	Z = 3 mm	Noch kein Zahnscherbchen					Zahnscherbchen auf einem Kronenhöcker		
4 Monate alt	W = $^1/_2$ mm	Z = 5 mm	Z = $4^1/_2$—5 mm	Z = 4—5 mm	Z = 3—4 mm						4 Zahnscherbchen, 1—$2^1/_2$ mm	Ende der Zahnleiste verdickt	
6 Monate alt	W = $3^1/_2$—4 mm	W = $1^1/_2$ bis $2^1/_2$ mm	W = $^1/_2$ mm	Z = 4—5 mm	Z 3—$4^1/_2$ mm	Z = 3 mm	Z = $2^1/_2$ mm	Z = 1 mm			4 Z 2—$3^1/_2$ mm	Seitliche Einstülpung d. Papille	
10 Monate alt	Krone durchgebrochen, W = 7 mm	Krone durchgebrochen, W = 6—7 mm	W = 3 mm	Z = vollendet, W = 4 mm	Z = vollendet, W = 1—$2^1/_2$ mm	Z = 6—7 mm	Z = 4 mm	Z = 5 mm	Einstülpung d. Papille		Zahnscherbchen verschmolzen, Z 5—6 mm		

1 Jahr 6 Monate alt	W = 9—10 mm	W = 7—8 mm	Krone durchgebrochen, W = 5—6 mm	Krone durchgebrochen, W = 6 mm	W = 2—4 mm	Z = 6 mm	Z — $3^1/_2$ mm	Z = 5 mm	Anlage d. Zahnsäckchens	Einstülpung d. Papille	Z 5 mm	Zahnsäckchen ausgebildet	
2 Jahre alt	W = 10—11 mm	W = 10—11 mm	W = 9 mm	W = 8—9 mm	Krone durchgebrochen, W = 6 mm	Z = 8 mm	Z = 6—7 mm	Z = 6—7 mm	2 Zahnscherbchen, 2—4 mm	2 Zahnscherbchen, 1—$2^1/_2$ mm	W = $^1/_2$ mm	4 Zahnscherbchen, Z = $1^1/_2$—2 mm	
$3^1/_4$ Jahre alt	W = 11 mm	W = 11 mm	W = 11 mm	W = 8—9 mm	W = 6—7 mm	Krone fertig, W = 1 mm	Z = 7 mm	Z = 8—9 mm	Zahnscherbchen verschmolzen, Z = 5—6 mm	Zahnscherbchen noch getrennt, 1—$2^1/_2$ mm	W = $1^1/_2$ mm	Z = 2 mm	Ende d. Zahnleiste leicht verdickt
5 Jahre alt.													Seitliche Einstülpung d. Papille

Erklärung der Figuren auf Tafel XXVII u. XXVIII.

Fig. 1. Mundeingang eines menschlichen Embryo von 15 mm Steissscheitellänge, ungefähr 40 Tage alt. OK — Oberkiefer, UK — Unterkiefer, M — Mundeingang, ZL — Querschnitte der Zahnleiste. Vergr. 120fach.

Fig. 2. Mundeingang eines menschlichen Embryo von 17 mm Länge. OK — Oberkiefer, UK — Unterkiefer, M — Mundeingang, LF — Lippenfurche, ZL — Zahnleiste. Vergr. 120fach.

Fig. 3. Menschlicher Embryo von 2,5 cm Länge. Modell I in halber Grösse. Es ist die Seite des Oberkiefers dargestellt. Die am unteren Rande schwach wellige Zahnleiste ist gelb-grün colorirt. Vom Unterkiefer ist von hinten her die Lippenfurche sichtbar. LF — Lippenfurche, LFL — Lippenfurchenleiste, ZL — Zahnleiste. Vergr. 12½fach.

Fig. 4. Mundeingang eines Embryo von 4 cm Länge. M — Mundeingang, OK — Oberkiefer, UK — Unterkiefer, OL — Oberlippe, UL — Unterlippe, LF — Lippenfurche, LFL — Lippenfurchenleiste, ZL — Zahnleiste, Pp — Papille. Vergr. 60fach.

Fig. 5. Menschlicher Embryo von 4 cm Länge. Modell II in halber Grösse. Es ist wiederum die Oberkieferseite dargestellt und sieht man jederseits 5 roth colorirte Papillen seitlich in die betreffenden Verdickungen der Zahnleiste eingestülpt. Pp — Papille, ZL — Zahnleiste, LFL — Lippenfurchenleiste. Vergr. 12½fach.

Fig. 6. Menschlicher Fötus von 11½ cm Länge. Modell III in halber Grösse, die Zahnleiste des Oberkiefers darstellend mit den daran wie Schwalbennester hängenden Milchzahnanlagen. Hinter dem 2. Milchmolar geht die Leiste als freie Platte noch eine Strecke weit in's Kiefermesoderm hinein. Vergr. 12½fach.

Fig. 7. Menschlicher Fötus von 18 cm Länge. Modell IV in halber Grösse, darstellend die Hälfte des Unterkiefers. Die Milchzahnanlagen sind schon in grosser, wechselnder Ausdehnung von der Leiste abgeschnürt. Am Ende der Leiste rechts die erste Anlage des bleibenden Molar I. SK^2 — Sekundärer Schmelzkeim, MI — I. bleibender Molar. Vergr. 12½fach.

Fig. 8. Frontalschnitt durch den lateralen Schneidezahn eines menschlichen Fötus von 30 cm Länge. ZL — Zahnleiste vielfach gewuchert und durchbrochen, streckenweise in Epithelperlen umgewandelt, SK^2 — Sekundärer Schmelzkeim, D — Dentin, VB — Verbindungsbrücke, S — Schmelz, SP — Schmelzpulpa, RM — Rete Malpighi, K — Kieferknochen. Das äussere Epithel zeigt vielfach die beschriebenen papillenartigen Wucherungen, stellenweise Durchbrechungen und steht in vorliegendem Schnitte noch in directem Zusammenhange mit der

Schmelzleiste durch das epitheliale Band einer Verbindungsbrücke. Vergr. 30fach.

Fig. 9. Menschlicher Fötus von 30 cm Länge. Modell V in halber Grösse von unten. Man sieht in die Pulpenhöhlen der Milchschneidezähne hinein. Hinter, in der Figur über denselben ist die durchlöcherte Zahnleiste mit den Anlagen der bleibenden Zähne SK^2 — sekundärer Schmelzkeim. Vergr. 20fach.

Fig. 10. Dasselbe Modell von der Seite gesehen, um die vielfachen Durchlöcherungen der Leiste und Verbindungsbrücken zu zeigen. S — Schmelz, D — Dentin, VB — Verbindungsbrücken, SK^2 — Anlage der bleibenden Zähne (sekundärer Schmelzkeim), RM — Rete Malpighi. Vergr. 20fach.

Fig. 11. Neugeborener, $46^1/_2$ cm lang. Halbe Grösse von Modell VI, darstellend grössere Theile vom II. Milchmolar = Mm II und I. bleibenden Molar = M I. ZL — Zahnleiste, VB — Verbindungsbrücke, RM — Rete Malpighi resp. Schleimhaut. Vergr. $7^1/_2$fach.

Fig. 12. Frontalschnitt durch den Unterkiefer eines Neugeborenen, hat die seitlichen Theile des mittleren Michschneidezahnes getroffen. SK^2 — Anlage des bleibenden mittleren Schneidezahns, ZL — Reste der Zahnleiste, ZL_1 — ebensolche Reste, welche weiterhin mit der Anlage des lateralen bleibenden Schneidezahns zusammenhängen, S — Schmelz, D — Dentin, K — knöcherne Alveole.

Fig. 13. Unteres Ende vom mittleren Schneidezahn eines Neugeborenen. Die senkrechte Linie deutet an, dass ein Theil der Pulpa weggelassen wurde. S — Schmelz, D — Dentin, Od — Odontoblastenschicht, SE — Schmelzepithel, ESch — Epithelscheide Hertwig's. Hartnack 4, Oc. 2.

Fig. 14. Schnitt durch das Wurzelende vom II. Milchschneidezahn eines 10 monatlichen Kindes, bestimmt, um bei stärkerer Vergrösserung die Epithelscheide zu zeigen. D — Dentin, Od — Odontoblastenschicht, C — Cementorgan, ESch — Epithelscheide.

(Aus dem histologischen Institut der Universität Wien.)

Die Entwicklung und Structur der Nebennieren bei den Vögeln.

Von

Hans Rabl, cand. med.

Hierzu Tafel XXIX—XXXI.

Die Nebennieren sind Organe, welche durch das Räthselhafte ihres Baues und ihrer Function schon seit langem die Forscher zur Untersuchung angeregt haben. Darum ist auch die Literatur über dieselben zu einer äusserst umfangreichen angewachsen; leider wurden aber nahezu ausschliesslich Säugethiere untersucht und darum konnten auch manche irrthümliche Ansichten unterlaufen, welche bei Vergleichung mit der Structur der Nebennieren bei den Sauropsiden sicher entfallen wären.

In neuerer Zeit hat sich besonders die Literatur über die Entwicklung dieser Organe sehr vermehrt. Noch im Jahre 1872 konnte sich mit Recht v. Brunn (1) über die Aermlichkeit derselben beklagen; seitdem ist aber eine Reihe von Arbeiten erschienen, welche das dunkle durch seinen Zusammenhang mit den Urogenitalorganen aber höchst interessante Feld der Entwicklung der Nebennieren in fruchtbringender Weise bebaut haben, und uns wenigstens einigermaassen einen Einblick in diese complicirten Verhältnisse gestatten. Bevor ich zur Mittheilung meiner eigenen Befunde gehe, ist es daher nothwendig, einen kurzen Abriss der neuesten Publicationen auf diesem Gebiete zu geben.

Die Annahme von His (2), welcher sich Waldeyer (3) und Leydig (4) anschlossen, dass die Nebennieren Reste des Wolff'schen Körpers seien, lässt sich gegenwärtig nicht mehr aufrecht halten. Die Selbstständigkeit dieser Organe ist durch ihr frühes, von der Urniere unabhängiges Auftreten, sowie durch die zahlreichen Kerntheilungsfiguren, die man sowohl in der Rinde, wie im Mark findet, genügend bewiesen. Auch existirt nirgends

ein Uebergang der Nebennierenstränge in die Kanäle des Nebenhodens, respective des Parovariums, eine Thatsache, welche ich insbesondere Brandt (5) gegenüber constatiren muss, der einen solchen in jüngster Zeit bei Vögeln beschrieben hat.

Abgesehen von diesen älteren Angaben herrschen gegenwärtig über die Entstehung der Nebennieren zwei grundsätzlich verschiedene Anschauungen, indem sie von der einen Seite als Organe bindegewebigen Ursprungs, von der anderen als epitheliale Gebilde aufgefasst werden.

Die erstere Anschauung findet sich vertreten von Balfour (6), v. Brunn (1), Kölliker (7), Braun (8), Mitsukuri (9) und Gottschau (10), welche bei den verschiedensten Wirbelthieren (Selachier, Reptilien, Vögel, Säugethiere) nachweisen zu können glaubten, dass die Nebenniere als eigenes Organ aus einem bindegewebigen Blastem, welches zwischen Aorta und Urniere gelegen sei, ihren Ursprung nehme. Es beruhen die irrthümlichen Resultate dieser Forscher vor allem darauf, dass sie zu späte Stadien untersucht haben, indem es in der Entstehungsweise der Nebennieren gelegen ist, dass sie sich sehr bald von ihrem Mutterboden trennen und dann als isolirte Stränge und Zellhaufen ihre Abkunft nicht erkennen lassen.

So gibt auch Weldon (11) an, dass er die Herkunft der Nebennierenzellen bei Vögeln nicht habe eruiren können, obwohl er bei den Reptilien zu positiven Ergebnissen gelangt war.

In neuester Zeit hat sich jedoch die Ansicht, dass die Rindensubstanz epithelialer Herkunft sei, und sich auch das ganze Leben hindurch als epitheliales Organ behaupte, immer weiter Bahn gebrochen, und es sind daher entsprechend der Lage der Nebennieren 2 Gebilde, welche für ihre Abstammung in Frage kommen konnten: Die Malpighi'schen Körperchen und Kanäle der Urniere und das Peritonealepithel.

Der erste, welcher die Urniere als das Ursprungsorgan der Nebennieren betrachtete, war Weldon (11). Seine Untersuchungen erstreckten sich auf Selachier (Pristiurus), Reptilien (Lacerta) und Vögel. Bei den Selachiern entwickelt sich die Nebenniere in Form eines Divertikels, welches gleich hinter der auf das Nephrostom folgenden Verengerung des Segmentalkanales in medialer Richtung auswächst. Die Anordnung ist entsprechend den Urnierenkanälchen eine segmentale. Die Divertikel erreichen

eine bedeutende Grösse, dringen gegen die Wurzel des Mesenteriums vor, verlieren ihr Lumen und bilden durch Confluenz der ursprünglich getrennten Anlagen das bleibende Organ, das sich über die ganze Länge des Mesonephros erstreckt.

Bei Lacerta ist es das Malpighi'sche Körperchen, welches den Nebennieren ihren Ursprung giebt. Schon Braun (9) hatte an einer Reihe von Reptilien „blattartige Zellbalken" beschrieben, die aus der Wand des Malpighi'schen Körperchens hervorsprossen, sich bei den Männchen in die Hodenkanälchen umwandeln, bei den Weibchen jedoch wieder rückbilden sollten. Weldon konnte diesen Angaben nun hinzufügen, dass sich der von der medialen Wand des Malpighi'schen Körperchens entsendete Fortsatz in 2 Zellstränge theilt, von denen der eine dorsal gerichtet ist und die Anlage der Nebenniere darstellt, während der andere dem Peritonealepithel zuwächst und die Coni vasculosi des Hodens bildet.

Die Angaben von Weldon über die Reptilien wurden von Hoffmann (12) vollinhaltlich bestätigt. Er findet bei jungen Embryonen in der ganzen Ausdehnung der Geschlechtsfalte, die sich über 10—11 Somiten erstreckt, von den Malpighi'schen Körperchen zwei Fortsätze abgehen, die sich zu Nebennieren und Genitalsträngen differenziren. An älteren Embryonen erstreckt sich die Geschlechtsfalte sammt den Genitalsträngen nur über 5—6, in noch älteren kaum über 2—3 Ursegmente. Es haben sich somit diese Theile wieder zurückgebildet, während die Nebennieren ihre ursprüngliche Länge beibehalten. Am distalen Ende der Urniere entwickeln sich die Malpighi'schen Körperchen entweder gar nicht oder kommen jedenfalls nur sehr spät zur Ausbildung. Noch bevor dies geschieht, geht von dem medialen, blind geschlossenen Ende eines jeden Urnierenkanälchens ebenfalls ein Zellenspross ab, welcher sich vollständig so, wie die mehr nach vorn gelegenen verhält. Hier aber schwindet sowohl der ventrale, wie der dorsale Fortsatz.

Was Weldon und Hoffmann bei Reptilien beschrieben, konnte auch Semon (13) bei Vögeln beobachten. Er sah beim Hühnchen gewöhnlich schon am 4. Tag, ausnahmslos aber am 5. an der medialen Seite der Urniere in dem anstossenden Bindegewebe „eigenthümliche, unregelmässig geformte Zapfen oder Stränge liegen, die bald auf Quer-, bald auf Schief-, bald auf

Längsschnitten getroffen sind, mag man die Schnitte durch den Embryo legen, wie man will." Sie haben zu dieser Zeit das Keimepithel noch nicht erreicht. Da Semon der einzige ist, der bei Vögeln die Herkunft dieser Zellstränge, welche den bei Reptilien und Säugethieren beschriebenen Sexual- (Mihálcovics) respective Segmentalsträngen (Braun) entsprechen, von der Urniere behauptet, citire ich den wichtigsten Passus wörtlich. Er sagt pag. 27: „Bei aufmerksamer Durchmusterung einer grossen Anzahl von Schnitten (Quer- und Frontalschnitte sind am geeignetsten) wird man immer Bilder treffen, die die Abstammung der fraglichen Stämme von Kanälchen der Urniere, bei älteren Embryonen auch von den Kapseln der Malpighi'schen Körperchen ganz unzweideutig erweisen." Man sieht, „dass sich ab und zu aus der Wandung einer Kapsel ein solider Zapfen vorbuchtet, der unter mannigfachen Krümmungen, unregelmässigen Theilungen, Netzbildungen weiterwächst. Diese Unregelmässigkeit des Wachsthums macht die Beobachtungen überaus schwierig, denn höchst selten und nur zufällig wird ein Zapfen auf eine grössere Strecke hin in seiner Längsrichtung getroffen." Pag. 28 fährt er fort: „Von der ganzen medialen Seite der Urniere wuchern die Zapfen in der eben geschilderten Weise nach der Mittellinie zu, ein Stück weit in das benachbarte Bindegewebe. Sie werden bei der Bildung zweier sehr differenter Organe verwendet, der Keimdrüse und der Nebenniere. Zur Bildung des Drüsentheiles der letzteren werden die mehr dorsalwärts gelegenen Zapfen verbraucht. Auf ihre weiteren Schicksale soll hier nicht weiter eingegangen werden."

Dieser, durch die citirten Forscher vertretenen Ansicht, dass die Nebenniere von der Urniere stamme, steht die zweite entgegen, dass ihre Matrix im Bauchhöhlenepithel zu suchen sei.

Janošik (14) findet die Anlage der Nebenniere in einer Prominenz, welche dicht der Spitze jenes Winkels anliegt, den der Wolff'sche Körper mit dem Mesenterium bildet. An einem Schweinsembryo von 25 mm Körperlänge ist das Coelomepithel an dieser Stelle verdickt, die Zellen zeigen deutliche Proliferation dorsal und etwas medial gegen die Aorta zu und auch die Kerne der nicht unmittelbar freien Epithelzellen färben sich intensiv roth wie die letzteren, woraus der Zusammenhang beider Zellarten erkennbar ist. An einem Embryo von 27 mm, bei wel-

chem eben die erste Andeutung des Sympathicus erscheint, hängt die Nebenniere am proximalen Theil noch mit dem Peritonealepithel und der Geschlechtsleiste zusammen; sie liegt vor der Aorta und reicht kopfwärts weiter als der Müller'sche Gang. Bei einem nur wenig älteren Schweinsembryo ist der Zusammenhang mit dem Peritonealepithel schon geschwunden, jener mit der Geschlechtsleiste in Folge zahlreicher dazwischen geschobener Blutgefässe nur mehr schwach erhalten. Später wird die Nebenniere von der Geschlechtsdrüse entsprechend ihrer endgiltigen Lage gänzlich getrennt.

Zu ähnlichen Resultaten gelangte v. Mihálcovics (15), der in einer sehr ausführlichen Arbeit sowohl Sauropsiden als Säugethiere in den Bereich seiner Untersuchungen zog. Nur findet er, dass sich die Nebenniere bei den höheren Amnioten nicht in grösserer Ausdehnung, sondern an circumscripter Stelle am proximalen Ende der Geschlechtsleiste aus dem Keimepithel entwickelt. Bei Reptilien dagegen greift ihre Anlage auch noch auf den oberen 3. oder 4. Theil derselben über. Der Zusammenhang zwischen Nebennierenzellen und Zellen der Keimdrüse (Sexualstränge) ist kein directer, wie er von Weldon angegeben wurde, sondern wird nur dadurch bedingt, dass beide Gebilde dem Keimepithel entstammen, indem die Nebennierensubstanz direct als Einwucherung, die Sexualstränge hingegen secundär als Abkömmlinge der aus dem Keimepithel ins Mesoderm eingewanderten grossen Geschlechtszellen angelegt werden.

Durch die mannigfachen Differenzen angeregt, welche sich unter den Forschern bei Beobachtung der Entwicklung dieser Organe ergeben hatten, unternahm es Janošik (16) nochmals, seine Serien von Säugethierembryonen und diesmal auch von Vögeln, welche ihm zur Beantwortung der gestellten Frage noch geeigneter scheinen als die ersteren, durchzumustern. Eine Abstammung der Nebennieren von den Kapseln der Malpighi'schen Körperchen konnte er in keinem Stadium, ebensowenig wie v. Mihálcovics nachweisen. Ueber die Stelle, von welcher der erste Anfang der Nebenniere ausgeht, musste er seine frühere Ansicht aufrechterhalten, nämlich: „Die erste Nebennierenanlage erscheint hier als eine leichte Hervorragung an der medialen Seite des Wolff'schen Körpers und zwar ganz dorsal gelegen, dicht jener Stelle anliegend, von welcher das Mesenterium abgeht."

Zu Resultaten, welche denen Janošik's ganz nahe stehen, ist endlich Valenti (17) gelangt. Die Nebenniere erscheint nach ihm beim Hühnchen bei der 97. Brütstunde als Vorbuchtung des Peritonealepithels in der Höhe der Grenze zwischen oberem und mittleren Drittel des Wolff'schen Ganges. Es treten dort 2 Prominenzen auf, von denen die laterale, der Urniere anliegende, die Keimleiste, die mediale, die Anlage der Nebenniere darstellt. Die Zellen, welche diese Leiste bilden, sind rund, dicht gedrängt, mit hellem Protoplasma, deutlichem Kern und in lebhaftester Theilung begriffen. Mit fortschreitender Entwicklung schnüren sich diese Zellenmassen vom Coelom-Epithel ab, nehmen rundliche Formen an und treten in immer engere Beziehungen zu den Wandungen der Malpighi'schen Körperchen. Einen genetischen Zusammenhang konnte er zwischen diesen beiden Bildungen jedoch nicht erkennen. Ganz dieselben Verhältnisse, welche Valenti beim Hühnchen beschreibt, sollen nach Masamaro Inaba (26) auch bei der Maus vorliegen. Dieser Autor findet daselbst das Nebennierenblastem am 11. Tag unmittelbar neben dem für die Geschlechtsdrüse, im Winkel des Mesenteriums. Es verschmilzt in seinem obersten Theil mit dem Keimdrüsenblastem, weiter distal dagegen trennt ein bindegewebiges Septum beide Organanlagen, welche in gleicher Weise als Producte des Bauchhöhlenepithels aufgefasst werden.

So wie die Nebenniere der Amnioten soll auch die der Selachier nach den neuesten Untersuchungen aus dem Coelomepithel stammen. v. Wijhe (18) findet, dass der Interrenalkörper als Product des Peritonealepithels über der Radix Mesenterii auftrete, die paarigen, segmentalen Suprarenalkörper dagegen sich als drüsige Partie von dem eigentlich nervösen Abschnitt des sympatischen Ganglion abscheiden, so gerne er a priori eine Betheiligung der Mesomeres angenommen hätte. Es scheint dadurch im Hinblick auf die eben citirten Arbeiten von Janošik, Mihálcovics und Valenti die von Balfour (6) angenommene Homologie zwischen Interrenalkörper der Selachier und Rindensubstanz der Nebenniere der Amnioten neu befestigt, nachdem sich jenes Fundament, auf welches Balfour zuerst seinen Ausspruch gegründet hatte (bindegewebiger Ursprung von Rindensubstanz (Reptilien, Braun) und Interrenalkörper (Balfour), als unhaltbar erwiesen hatte.

Von grosser Wichtigkeit für die ganze Auffassung der Nebenniere endlich sind die Befunde, welche Semon (19) an Larven von Ichthyophis glutinosus gemacht hat. Sie lassen die Nebenniere plötzlich in ganz anderem Lichte erscheinen und führen sie unserem Verständniss durch die merkwürdige Stellung, welche sie nach diesen Untersuchungen bei den Wirbelthieren besässe, um ein Bedeutendes näher. Es scheint nämlich, dass sich hier das Epithel des Malpighi'schen Körperchens der Vorniere in die Nebennierenstränge umbildet, während einerseits die zuführenden Gefässe, andererseits die Kanälchen sammt den zugehörigen Innen- und Aussentrichtern zu Grunde gehen. Leider stand Semon nicht eine genügende Anzahl von Serien zur Verfügung, um den genauen Uebergang von Vorniere in Nebenniere verfolgen zu können. Durch Vergleich der Bilder, welche Embryonen von 35, 65 und 100 mm Länge lieferten, liessen sich jedoch 2 merkwürdige Thatsachen erkennen: 1. Dass functionirende Vorniere in Nebenniere übergeht, weil man die Nebenniere genau als Fortsetzung des in mehrere Zipfel gespaltenen Malpighi'schen Körperchens der Vorniere gelegen findet, die Schläuche häufig noch Lumina zeigen, das Epithel täuschend dem Knäuelepithel des Malpighi'schen Körperchens gleicht, endlich das ganze Organ segmentale Anschwellungen, entsprechend den Malpighi'schen Körperchen der Urniere besitzt, 2. dass diese Metamorphose an der distal gelegenen Region beginnt und kopfwärts fortschreitet. Semon fasst die Ergebnisse seiner Untersuchungen folgendermaassen zusammen: Ichthyophis demonstrirt uns so zu sagen ad oculos, dass die interrenale Nebenniere nichts anders ist, als der distale, umgebildete Leibeshöhlenabschnitt des Malpighi'schen Körperchens der Vorniere . . . . Als Product des Malpighi'schen Körperchens ist sie ebenfalls eine paarige Bildung, die bei Selachiern allerdings bald secundär unpaar wird, bei Ichthyophis ab und zu Neigung zum Zusammenfliessen zeigt, aber hier, wie im allgemeinen bei Amphibien und Amnioten, als dauernd paarige Bildung zu bezeichnen ist.

Aus den vorstehenden Literaturangaben geht hervor, dass jeder nachfolgende Untersucher vor allem auf zwei Punkte seine Aufmerksamkeit richten musste: Auf das Malpighi'sche Körper-

chen der Urniere und auf das Keimepithel. Es handelt sich hier darum: 1) in welcher Nachbarschaft erscheinen die Nebennierenstränge zuerst?

2) Mit welchem der beiden Gebilde stehen sie in innigem Zusammenhang, von welchem lassen sie sich hingegen scharf abgrenzen?

Ich habe mich bei meinen Untersuchungen ausschliesslich auf Hühnerembryonen beschränkt, die ich zum grössten Theil im Laufe des Winters 1890/91 im Brütofen bei 38 ° C. erhalten hatte. Nur die im Sommer 1890 gesammelten Eier konnte ich sofort einer Henne unterlegen.

Zur Härtung bediente ich mich des gebräuchlichen Sublimat-Picrinsäure-Gemisches nach Angabe Prof. Rabl's. Die Stücke wurden darin durch ca. 24 Stunden fixirt, dann in Wasser kurz abgespült und in Alkohol von nur allmälig steigender Concentration nachgehärtet. Die Färbung geschah in toto in dem von Czokor empfohlenen Cochenille-Alaun.

In Bezug auf das Alter vertheilt sich das Material in folgender Weise. Ich untersuchte:

Embryonen von der 2. Hälfte des	3. Tages	7
vom	4. Tag	6
„ Anfang des . .	5. Tages	4
„ Ende „ . .	5. „	1
„	6. Tag	2
„	7. „	1
„	9. „	2
„	16. „	1

Die einzelnen Embryonen vom 3., 4. und 5. Tag waren aus dem Brütofen, respective der Henne in Zwischenräumen von 1—4 Stunden weggenommen worden, sodass ich ein ziemlich vollständiges Bild der Entwicklung des Hühnchens in jenem Alter gewinnen konnte.

Ueber die Zeit des ersten Auftretens der Nebennieren lauten die neueren Angaben der Autoren ziemlich übereinstimmend: sie werden zwischen 4. und 5. Tag zuerst gesehen.

Ich finde sie durchgehends schon im Beginn des 4. Tages. Es sind Zusammenlagerungen von Zellen, welche durch die Grösse ihres Zellleibes, ihre abgerundeten Contouren und ihre grössere Tinctionsfähigkeit sehr deutlich vom umliegenden Ge-

webe unterscheidbar sind. Es sind das offenbar dieselben Stränge, welche bisher zum Theil als Mark-, Segmental- oder Sexualstränge beschrieben worden waren.

Diese Bezeichnungen hingen mit der Ansicht zusammen, dass sie Bausteine für 2 Organe enthielten: für die Nebenniere und für die Keimdrüse. Da ich aber der Meinung bin, dass diese erste Generation von Strängen ausschliesslich zum Aufbau der Nebennierensubstanz verwendet werde, will ich auch von diesen Bezeichnungen Abstand nehmen.

Durchmustert man eine Serie eines ca. 76 Stunden alten Embryos, so trifft man das proximale Ende der Nebenniere $^1/_3$ mm hinter dem letzten freien Glomerulus der Vorniere. Sie liegt vollkommen frei im Mesodermgewebe, ventral und medial von der Urniere, nahe jenem Winkel, welchen diese mit der verbreiterten Wurzel des Mesenteriums bildet. (Figur 5, Nns.) Von Ureiern im Bauchhöhlenepithel, sowie von einer als Keimleiste zu deutenden Prominenz ist an dieser Stelle noch nichts zu sehen; beide Bildungen erscheinen erst weiter distal. Das Keimepithel ist zweischichtig, das Mesodermgewebe unter demselben zeigt deutliche Proliferation. Die Nebennierenstränge liegen auch dort, entsprechend der Kleinheit der Region, zwar in grosser Nähe des Bauchhöhlenepithels wie der Malpighi'schen Körperchen, sind aber überall deutlich von diesen Gebilden getrennt. An manchen Stellen findet man sie dem Bauchhöhlenepithel allerdings ganz anliegend, doch kann man immer noch eine feine dazwischen laufende Grenzlinie des Coelom-Epithels erkennen. Die Nebenniere reicht distalwärts etwas über den Abgang der Arteriae omphalo-meseraicae hinaus, bleibt aber nach dieser Richtung hin in ihrer Ausdehnung hinter der Länge der Keimleiste etwas zurück. Die Malpighischen Körperchen sind an diesem Embryo schon vollkommen entwickelt, die Stränge liegen ihnen zwar an manchen Schnitten ganz dicht an, ein Uebergang des Kapselepithels in dieselben ist jedoch nirgends zu beobachten. Ich kann mich hier nur an Mihálcovics anschliessen, „dass man bei genauem Zusehen stets eine Grenze zwischen Zapfen und Urnierenkanälchen, resp. Kapseln wahrnehmen könne“.

An einem, um 3 Stunden älteren Embryo (ca. 79 Stunden) sind die Verhältnisse wesentlich die gleichen. Ich theile von demselben ein Bild mit (Fig. 6), wie es ganz der Auffassung

jener Autoren entspricht, die eine Einwucherung des Coelomepithels in Form von Strängen annehmen. Es ist dies das einzige Präparat unter zahlreichen, durchsuchten Serien, auf dem ein so inniger Contact zwischen Nebennierensubstanz und Coelomepithel vorliegt; ausserdem kann man am vorhergehenden, wie am nachfolgenden Schnitte die erwähnte feine Grenzlinie ganz gut erkennen. Ich glaube es also nur dem Zufall, dass dieser Schnitt ausnahmsweise dünn ausgefallen ist, zuschreiben zu müssen, dass eine solche hier fehlt. Der Nebennierenstrang (Nns) liegt hier jenem Winkel an, welchen der Wolff'sche Körper mit der eben auftretenden, aber noch sehr flachen Geschlechtsleiste bildet. Er ist hier ausserordentlich wenig ausgesprochen, erscheint jedoch an Schnitten, welche durch den proximalen Theil der Urniere gehen, als tiefe Einbuchtung.

Ich glaube durch Beschreibung dieser 2 Stadien, in welchen zuert solide Stränge, die als Nebenniere gedeutet werden müssen, auftreten, nachgewiesen zu haben, dass eine Herkunft derselben von der Urniere sowohl als vom Coelomepithel ausgeschlossen werden muss.

Wo hat man somit ihre Quelle zu suchen?

Um darüber ins Klare zu kommen, war es selbstverständlich nothwendig, auf noch jüngere Embryonen zurückzugreifen.

Bei Hühnchen zwischen der 60. und 70. Brütstunde waren mir wiederholt in der Urnierengegend unter dem Coelomepithel Querschnitte von Kanälen aufgefallen, welche ich anfangs für Kanälchen des Wolff'schen Körpers nahm, die sich aber durch ihre Lage insofern auszeichneten, als sie jenem Winkel anlagen, welchen die in die Bauchhöhle prominirende Urniere mit der verbreiterten Ansatzstelle des Mesenteriums bildet. Bei genauerer Untersuchung findet man, dass ein derartiger Kanal nach allen Richtungen hin völlig abgeschlossen ist, insbesondere mit den Urnierenkanälchen oder dem Wolff'schen Gang durchaus nicht communicirt. Er erscheint auf 1—5 Schnitten (jeder Schnitt $^1/_{75}$ mm), beitzt im Allgemeinen einen kreisrunden Querschnitt und ein ziemlich weites Lumen, häufig findet man ihn auch gegen den Wolff'schen Gang zu verlängert, zwischen Anlage des Malpighi'schen Körperchens und Keimepithel sich hinschiebend, ohne jedoch den Wolff'schen Gang zu erreichen. Während dieser Kanal auf den meisten Präparaten in der geschilder-

ten Weise ein allseitig geschlossenes Rohr darstellt (vgl. Fig. 2 bis 4 V. K.), findet man ihn an den jüngsten Embryonen, bei welchen er vorhanden ist, in offener Communication mit der Bauchhöhle (Fig. 1 V. K.). Er muss somit als Einstülpung des Peritoneal-Epithels aufgefasst werden, welche sich aber wieder rasch abschnürt, und noch durch kurze Zeit als Bläschen persistirt, bevor sie eine weitere Metamorphose eingeht.

Die Kanälchen erscheinen an sieben untersuchten Embryonen von annähernd gleichem Alter immer an derselben Stelle. Als zufällige Faltenbildung im Wolff'schen Körper können sie deshalb nicht betrachtet werden.

Sie liegen in der proximalen Hälfte desselben. Ihre Zahl schwankt entsprechend ihrem raschen Auftreten und ebenso raschen Verschwinden ziemlich bedeutend. Man findet ungleiche Anzahl derselben sowohl bei Embryonen, deren Alter nur um wenige Stunden differirt, als auch auf den beiden Seiten eines und desselben Embryos. Ob auf jedes Körpersegment nur 1 Kanälchen entfällt, oder ob unter Umständen 2 in einem auftreten können, wage ich nicht mit Bestimmtheit zu entscheiden. Da sie, abgesehen von ihrem Wachsthum, in ventro-dorsaler Richtung auch ein Längenwachsthum besitzen, ist die Annahme berechtigt, dass eine Obliteration ihres Lumens unter Umständen auch an einer solchen Stelle ihres Verlaufes erscheinen kann, welche den schon früher von der Peritonealhöhle abgeschnürten Kanal in zwei kleinere Bläschen theilt. Dadurch wäre das vereinzelte Vorkommen zweier, unmittelbar einander folgender, aber dennoch getrennter Kanälchen innerhalb eines Segmentes erklärt. Die grösste Zahl, welche ich auf einer Seite beobachtet habe, betrug 8. Da die Kanälchen niemals mit der Urniere in Contact treten, kann man sie auch nicht zu ihr in genetische Beziehung bringen. Dagegen scheint ihre Lage einen Fingerzeig in Betreff ihrer Bedeutung zu geben.

Untersucht man die Vornierengegend von Embryonen von ca. 60 Stunden, so findet man genau an jener Stelle, in welcher weiter distal die fraglichen Einbuchtungen des Peritoneums auftreten, die Vornierenkanälchen. Es sind offene Trichter, welche von der Bauchhöhle in den Wolff'schen Gang führen, in deren mediale Wand ein Glomerulus eingestülpt ist. Gewöhnlich ragt ein Theil desselben frei in die Leibeshöhle, während sich der

andere schon in einer Ausweitung des Kanales ausbreitet, welche vollkommen den Bau einer Bowman'schen Kapsel zeigt. Manchmal ist der freie, das andere Mal der abgeschnürte Theil des „gemischten Knäuels" der grössere. Dem entsprechend erscheint in dem letzteren Falle der freie Theil als vorgefallener Zipfel des inneren, während der erstere den Uebergang zu den vollkommen freien Glomerulis, wie sie gewöhnlich erst nach Schwund des Kanälchens auftreten, bildet.

Durch die Untersuchungen von Rückert (20) und v. Wijhe an den Selachiern ist festgestellt, dass die Vorniere und die Urniere, so homolog sie sich ihrem Baue nach verhalten, in ihrer Entwicklung vollkommen von einander abweichen. Die Vornierenkanälchen entwickeln sich bei den Knorpelfischen aus dem Hypomer als segmentale Ausstülpungen der Somatopleura. Dasselbe geben Hoffmann für die Reptilien und Mollier (21) für die Amphibien an[1]).

Ich glaube darum nicht fehl zu gehen, wenn ich die besprochenen Kanäle in der Urnierengegend, welche sich in Bezug auf Entstehung und Lage mit den sich früher entwickelnden Kanälen des Pronephros decken, als einen rudimentären, distalen Abschnitt des Pronephros auffasse.

Er erscheint erst, wenn die Glomeruli des proximalen Pronephros entwickelt sind.

Bekanntlich geht — wie Sedgwick gezeigt hat — der proximale Abschnitt des Pronephros bei denjenigen Thieren, welche kein oder nur ein ganz kurzes Larvenstadium besitzen, rasch wieder zu Grunde. Die freien Glomeruli, welche die letzten Theile desselben sind, die angelegt werden, persistiren auch am längsten. Mihálcovics giebt an, dass dieselben bei Vögeln bis

1) Felix (22) deutet segmentale Ausstülpungen des Urwirbels als Anlage der Vornierenkanälchen bei den Vögeln. Ihr Ausgangspunkt ist der Theil des Ursegmentes, der unmittelbar an die Seitenplatten anstösst. In einer demnächst erscheinenden Arbeit haben wir eine ausführlichere Beschreibung dieses interessanten Fundes zu erwarten. Ich glaube einstweilen diese Beobachtung neben die von Hoffmann an Reptilien gemachte stellen zu müssen, wonach bei diesen die Vornierenkanälchen zu einer Zeit entstehen, in der der Urwirbel mit der unsegmentirten Leibeshöhle noch communicirt; sie schnüren sich dann zuerst von letzterer ab, bleiben jedoch mit dem Urwirbel noch in offener Verbindung.

zum 7. Tage sichtbar wären. Die Kanälchen hingegen beginnen ihre regressive Metamorphose schon im Verlauf des dritten Tages.

Sie zerfallen in unregelmässige Haufen und Stränge, der Ausführungsgang ist nur mehr stückweise erhalten und an wenig älteren Embryonen sind auch die letzten Reste der Kanälchen gänzlich geschwunden.

Anders verhalten sich die distalen Kanälchen.

An den jüngsten derselben setzt sich das Peritonealepithel als einfache Lage cubischer, stark gefärbter Zellen in dieselben fort, ohne seinen Character zu ändern. Während nun die proximalen Kanälchen des eigentlichen Pronephros bei beginnender Atrophie in ihrer ganzen Ausdehnung das Lumen verlieren und sich in einzelne Zellcomplexe auflösen, die rasch verschwinden, schnüren sich — wie schon erwähnt — die distalen Kanälchen vom Epithel ab, während sich ihr Lumen erweitert, sodass allseitig geschlossene Bläschen gebildet werden. Bevor aber die Obliteration derselben eintritt, beginnen schon die Zellen sich zu vermehren. Man kann Kerntheilungen in denselben wahrnehmen und findet einzelne Zellen im Mesodermgewebe, in nächster Nähe der Kanälchen, welche ganz dasselbe Aussehen zeigen, wie diejenigen, welche den Kanal selbst auskleiden. Sie sind wohl durch Sprossenbildung aus dem abgeschnürten Kanal entstanden. Die Obliteration beginnt nahezu regelmässig an der dem Peritoneal-Epithel zugewendeten Spitze, indem dort die Zellen einander entgegenrücken und mit der ursprünglich freien Seite verkleben. Man findet somit im folgenden Stadium nur mehr einen 2—3 Zellen breiten Strang unter dem Coelomepithel und hiervon gleichsam abgesprengte Epithehlzellenhaufen, welche unregelmässig zerstreut sind und ein Bild geben, wie es ein Embryo zwischen 70. und 80. Brütstunde liefert, von dem wir bei unserer Betrachtung ausgegangen sind.

Wie man sieht, stehen diese Beobachtungen in vollstem Einklang mit den Befunden, welche Semon bei Ichthyophis festgestellt hatte. Bei den Vögeln, wie bei den Amphibien ist es der distale Theil des Pronephros, der sich in Nebennierensubstanz umbildet. Semon legt allerdings ein Gewicht darauf, dass sich dieselben bei den Coecilien aus dem Malpighi'schen Körperchen der Vorniere entwickelt, während es im distalen Theil der Vorniere bei den Vögeln gar nicht bis zur Bildung eines solchen

kommt. Ich glaube aber, die abgeschnürten Kanälchen daselbst ohne Bedenken der Kapsel des Vornierenglomus bei den Amphibien homologisiren zu können, weil beides Producte des Leibeshöhlenepithels sind. Ausserdem besitzen die proximalen Kanälchen, in deren mediale Wand nahe der Peritonealöffnung ein Blutgefässknäuel eingestülpt ist, denselben Bau wie die distalen, sodass man auch diesen die Eignung zuschreiben muss, unter gleichen Verhältnissen die Structur einer Bowman'schen Kapsel anzunehmen.

Ich glaube, dass Semon durch seine Befunde an Ichthyophis von seiner ursprünglichen Meinung, der Abstammung der Nebennierenstränge von der Urniere, zurückgekommen ist. Wenn man dieselben für umgebildete Vorniere hält, ist es nicht möglich, eine Entwicklung derselben (i. e. der Vorniere) aus der Urniere anzunehmen.

Die Anlagerung der Nebennierenstränge an die Kapseln der Malpighi'schen Körperchen halte ich für eine durchaus zufällige, durch die Topographie dieser Region bedingte. Wenn sie eine genetische Bedeutung besässe, müsste sie von Anfang an vorhanden sein und nicht erst secundär auftreten. Die platten, eng ineinander greifenden Zellen der Bowman'schen Kapsel bilden wie die Endothelien der Gefässe eine gewisse Stütze für die Zellen ihrer Umgebung, sodass sich diese ihrer ganzen Breite nach an dieselben anlegen. Ein ähnliches Verhalten kann man auch bei der Anlage des Visceralplexus des Sympathicus beobachten, der gleichfalls in directen Contact mit dem Malpighischen Körperchen tritt, wenn er in den schmalen Raum zwischen Aorta und Urniere eindringt.

Kehren wir nach dieser kurzen Abschweifung wieder zur Nebenniere zurück, so finden wir, dass die Epithelzapfen am Ende des 4. Tages dorsalwärts immer tiefer in das Mesodermgewebe zwischen Aorta und Urniere einwachsen, wobei die räumlichen Beziehungen derselben zu den Kapseln der Malpighi'schen Körperchen immer innigere werden. Eine Anlagerung existirt, solange die Malpighi'schen Körperchen der Urniere vorhanden sind. Da Semon in letzteren auch die Quelle für die Zellen der Hodenkanälchen sieht, nimmt er auch an, dass die Malpighi'schen Körperchen während des ganzen Embryonallebens dieselben produciren, weil die „Segmentalstränge“ gleichfalls mit

den Malpighi'schen Körperchen in dauerndem Zusammenhang bleiben. Doch kann ich eine Abstammung der letzteren von ihnen ebenso wenig annehmen, als ich sie für die Nebenniere glaube.

Es würde die Grenzen dieser Arbeit überschreiten, wollte ich hier auf die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen eingehen. Doch scheint es mir mehr als wahrscheinlich, dass die Stromazellen der Keimdrüse vom Peritonealepithel herstammen und in breiter Masse die Keimleiste infiltriren, wie dies Nagel (22) für den Menschen beschreibt. Abgesehen von der Bestimmtheit, mit der man die Betheiligung eines jeden anderen Gewebes dabei ausschliessen kann, sprechen hierfür einerseits das Vorkommen von 1—2 Zellen breiten Vorbuchtungen des Keimepithels gegen die Drüse zu, welche zu Abschnürung einzelner Zellen führen dürften, andererseits Kerntheilungsfiguren, bei welchen der eine Tochterknäuel im Keimepithel, der andere schon unter demselben gelegen ist. An den Ureiern hat man ja schon lang gekannte Beispiele von der Einwanderung einzelner Zellen oder Zellnester (Ureiernester, Semper) aus dem Epithel ins Bindegewebe: ein Typus, welchem auch die einfachen Peritonealzellen folgen dürften.

Die Nebenniere reicht mit ihrer Spitze über das proximale Ende der Keimdrüse hinaus und ist vom Epithel schon vollständig getrennt (Fig. 7. Nns.). Weiter nach abwärts trifft man die Geschlechtsleiste, gleichmässig von epithelialen Zellen erfüllt (Fig. 8. K.), dorsal davon die Nebennierenstränge (Nns.). Sie liegen anfangs den Zellen der Keimdrüse sehr nahe an, und es ist deshalb ziemlich schwierig, hier eine Grenze zu ziehen. Einen Unterschied zwischen beiden Organen kann man nur in dem Punkt sehen, dass die Zellen der Nebenniere eng an einander gelagert und scharf von dem umgebenden Gewebe getrennt sind, während man, wie dies auch Janošik angibt, bei der Keimdrüse einen allmählichen Uebergang ihrer Zellen in das umgebende Mesodermgewebe wahrnehmen kann, und ein deutlicher Grenzcontour in Folge der lockeren Beschaffenheit ihres Gewebes, dessen epitheliale Bestandtheile noch nicht zu Strängen geordnet erscheinen, fehlt.

An der Basis der Geschlechtsdrüse finden sich vom 4. Tage an weite Blutgefässe, welche die Nebenniere von der Keimdrüse abzudrängen beginnen. Indem der Stiel der letzteren im Ver-

gleich zur bedeutenden Volumszunahme der Drüse im Wachsthum zurückbleibt, und dieselbe dadurch in den Bauchraum herausgerückt wird, sowie durch Zunahme des Bindegewebes an der Basis wird die Nebenniere im Verlauf des 6. und 7. Tages endgiltig von der Genitaldrüse getrennt. Während sie ursprünglich aus Strängen und Haufen bestand, welche keine bestimmte Structur zeigen, ordnen sich nun die Zellen in den Strängen regelmässiger zusammen, das Bindegewebe wird durch Neubildung von Epithelzellen verdrängt und in die Lücken zwischen den Nebennierensträngen dringen Capillaren ein.

Es hat dadurch die Nebenniere ein Aussehen erlangt, wie es mit geringer Modification dem ausgebildeten Organ eigen ist, mit Ausnahme dessen, dass man nur einerlei Zellen darin findet, indem die Marksubstanz noch fehlt.

Die Marksubstanz der Nebennieren wird bekanntlich vom Sympathicus abgeleitet. Es haben dies Balfour, v. Wijhe für die Selachier, Braun, dem sich Weldon und Hoffmann anschlossen, für die Reptilien, Mitsukuri und Masamaro Inaba für die Säugethiere nachgewiesen.

Hiervon abweichende Angaben machten v. Brunn, der ein bindegewebiges Blastem als Quelle der Marksubstanz annahm, Semper (23), welcher die von Balfour später der Marksubstanz homologisirten Suprarenalkörper sich aus dem Mesoderm entwickeln liess, endlich Janošik und Valenti, welche sie von der gleichen Epithelanlange wie die Rindensubstanz ableiteten.

Einen ganz abweichenden Standpunkt nimmt Gottschau ein, der bei Säugethieren zeitlebens eine Umwandlung der Rindenzellen in Markzellen und Zerfall der letzteren annehmen zu müssen glaubt. Diese Hypothese ist jedoch durch die Untersuchungen von Canalis (24) hinfällig geworden, dem zu Folge Kerntheilungen in der Marksubstanz existiren. Ich kann diese Beobachtungen für Säugethiere (junge Maus) und Vögel (Hühnchen) bestätigen.

Die Untersuchung über die Herkunft der Marksubstanz ist wohl eine der schwierigsten Fragen der Embryologie. Sie hängt innig mit der Entwicklung des sympathischen Nervensystems zu-

sammen, welche zwar seit Onody (25) in grossen Zügen bekannt, in ihren Details jedoch noch lange nicht aufgehellt ist[1]).

Der Sympathicus erscheint in der Gegend der Nebenniere sehr bald nach dem Auftreten der Stränge. Man findet an Embryonen vom Beginn des 4. Tages lateral von der Aorta, an Querschnitten in gleicher Linie mit ihrer dorsalen Peripherie einen Zellhaufen, der sich durch die dichtere Lagerung seiner Kerne vom Mesodermgewebe abhebt; es ist dies die Anlage des sympathischen Ganglions. Von ihm aus ziehen ventralwärts, entlang der Aorta Zellstreifen, die häufig in weiten Lücken des Mesodermgewebes liegen und bis in die Gegend des Malpighi'schen Körperchens der Urniere reichen.

Die Zellen besitzen im Allgemeinen eine Sternform; ihre Kerne sind etwas chromatinreicher als die des Bindegewebes. Sie vermehren sich rasch und bilden bei älteren Embryonen einen geschlossenen Bogen rings um die Aorta.

Bei ihrem, in ventraler Richtung fortschreitenden Wachsthum gelangen sie schon gegen Ende des 4. Tages in unmittelbare Nachbarschaft zur Nebenniere, sodass es an manchen Schnitten sehr schwer ist, die einzelnen, dunkler tingirten Zellhaufen zu differenziren. Es ist dies jenes Stadium, von welchem Janošik sagt, dass hiebei leicht die Vermuthung auftauchen könnte, dass sich das Nervensystem bei der Entwicklung der Nebenniere betheilige. Diese enge Aneinanderlagerung von epithelialem Theil der Nebenniere und Nervenzellen bleibt von nun an bestehen. Die Nervenzellen beginnen am Ende des 6. Tages in ihrem Character deutlicher hervorzutreten, indem sich bei einigen von ihnen die Kerne vergrössern, Bläschenform erhalten und ein deutliches Kern-

1) Ich kann die Angaben von Onody in Bezug auf die Entwicklung des Sympathicus, soweit ich sie zu verfolgen Gelegenheit hatte, in allen Punkten nur bestätigen und glaube speciell His (Histogenese und Zusammenhang der Nervenelemente, Referat in der anat. Section des internat. medic. Congresses zu Berlin, Sitzung vom 7. Aug. 1890) gegenüber betonen zu müssen, dass die Rami communicantes bei den Vögeln erst nach den Ganglien des Grenzstranges erscheinen, also die Zellen desselben nicht entlang den Nervenfasern hinüber gewandert sein können. Auch in Bezug auf die Entwicklung des Visceralplexus stimme ich vollkommen mit Onody überein und will mich daher nur so kurz fassen, als es zur Erklärung der Entstehung der Marksubstanz nöthig ist.

körperchen entwickeln. Die kleinsten als Ganglien erkenntlichen Zellen besitzen einen Kern von 7 μ Durchmesser.

Dieser Entwicklungsprocess vollzieht sich nicht bei allen Zellen zu gleicher Zeit, immer trifft man solche mit kleinen runden, ovalen oder polygonalen Kernen von 4 μ Durchmesser, die sich in Cochenille-Alaun stark färben, mit den echten Ganglienzellen zusammengelagert sind und welche jenen Zellen gleichen, aus denen, entsprechend ihrer Lage, die echten Ganglienzellen hervorgegangen sein müssen.

Noch am 9. Tage finde ich das Ganglion des Grenzstranges des Sympathicus zum grossen Theil aus solchen Zellen zusammengesetzt, während daneben schon echte Ganglienzellen, deren Kern bis zu einer Grösse von 11 μ unterdessen angewachsen ist, sichtbar sind.

Der Remak'sche Geschlechtsnerv tritt durch dasselbe hindurch und zieht in horizontaler Ebene in medialer Richtung nach vorn, wo er lateral von der Aorta zu einem neuen zellreichen Ganglion anschwillt. Dieses liegt in breiter Masse medial unmittelbar der Nebenniere an (Fig. 9, S. G.), liefert jedoch Abzweignugen, welche sich auch auf ihre dorsale Seite erstrecken. Diese Zellanhäufung dürfte theils durch Theilung der zuerst eingewanderten Zellen (worauf auch die grosse Zahl karyokinetischer Figuren in derselben hindeutet), theils durch fortwährenden Zuzug von Seite der Zellen des Ganglions des sympathischen Grenzstranges entstanden sein, da man einen continuirlichen Zellstreifen von ihm bis zur Nebenniere wahrnehmen kann.

Bei einem Embryo von 16 Tagen prominirt die Nebenniere noch nicht in die Leibeshöhle, es geschieht dies erst, wenn die Urniere atrophirt ist. Sie grenzt lateral an die Urniere, medial an Nervensubstanz, zwischen ihr und der Wirbelsäule schiebt sich der proximalste Theil der bleibenden Niere ein.

Die Zahl der Stränge am Querschnitt hat sich vermehrt, offenbar eine Folge der durch die Vermehrung ihrer Elemente bedingten Schlängelung derselben. Das grosse Ganglion zwischen Nebenniere und Aorta ist vollkommen entwickelt, doch findet man gerade in seinem lateralen Theil, welcher unmittelbar an die Nebenniere angrenzt, eine reichliche Anhäufung jener Zellen, welche ich bisher als embryonale Ganglienzellen gedeutet habe. Von dieser Stelle ausgehend ziehen sie sich zwischen der

epithelialen Masse und der Kapsel sowohl an der medialen, als an der dorsalen Seite hin (Fig. 11, Z.) und schieben sich an manchen Punkten auch schon zwischen die oberflächlichsten Stränge ein. Ihre Kerne sind ziemlich gross, in eine blass grau-gelbliche, feine gestreifte Grundsubstanz eingelagert und zeigen ein deutliches Gerüst. Von bestimmten Zellgrenzen kann man nichts wahrnehmen.

Manchmal erscheinen sie auch in Begleitung von Nervenfasern, die gleichsfalls ihren Weg zwischen den Strängen suchen. Hier und da liegt auch eine Ganglienzelle unter sie eingestreut.

An einem Taubenembryo von 18 Tagen liegen die Verhältnisse ebenso, indem auch hier die Nebenniere aus epithelialen Strängen besteht, zwischen welchen sich weite Blutcapillaren verzweigen und nur an der Peripherie Nervensubstanz angelagert ist. An den Strängen lässt sich häufig schon eine regelmässige Anordnung der Zellen nachweisen, indem sie im Längsschnitt zwei Zellreihen enthalten, während an anderen Punkten ihre Elementartheile noch dicht und unregelmässig zusammengeordnet sind und dann 3—6 Kerne im Durchmesser der Stränge erscheinen.

Leider besitze ich keine Zwischenstadien zwischen diesem Präparate und der Nebenniere eines eben aus dem Ei geschlüpften Hühnchens, bei welchem schon die Marksubstanz voll ausgebildet ist. Ich war also nicht im Stande, das Einwachsen der Markstränge Schritt für Schritt zu beobachten. Aus ihrem späten Auftreten glaubten sich Valenti und andere berechtigt, den Schluss abzuleiten, dass sie vom epithelialen Theil der Nebenniere herstammten. Es müsste die Abspaltung von der Peripherie der Stränge eben zu jener Zeit geschehen, zu welcher sich die Umordnung der unregelmässigen Zellstränge in die geschlossenen, lumenlosen Drüsenschläuche vollzieht. Ich glaube aber dieser Anschauung aus dem Grunde nicht beipflichten zu können, weil sich schon vor dem Auftreten der Marksubstanz an manchen Punkten ebenso wohl geordnete Epithelstränge finden, wie bei einem Hühnchen von 1 Tag, bei welchem sicher keine Umwandlung von Strangzellen in Markzellen mehr statt hat. Es ist darum auch nicht anzunehmen, dass bei der Umordnung der übrigen Stränge in der dazwischen liegenden Periode eine Abspaltung von Markzellen eintritt.

Abgesehen von dem epithelialen Theil der Nebenniere könnte auch noch das Gewebe der Urniere für die Herkunft der Marksubstanz in Betracht kommen. Doch fehlt mir aus meinen Präparaten jeder Anhaltspunkt für eine derartige Annahme. Ich habe meine Aufmerksamkeit speciell auf die Malpighi'schen Körperchen gerichtet, da diese bei älteren Embryonen in die Substanz der Nebenniere geradezu eingegraben sind; doch muss eine Betheiligung derselben schon deshalb ausgeschlossen werden, weil sie bei dem 1 Tag alten Hühnchen mit schon wohl entwickelter Marksubstanz noch unverändert erhalten sind.

Es bleibt also nichts übrig, als die Markzellen für abgetrennte Ganglienzellen zu nehmen, welche insoferne einen, dem embryonalen nahe stehenden Zustand zeigen, als ihr Kern nicht den Charakter des Zellkernes einer ausgebildeten Ganglienzelle besitzt und das Protoplasma keine Nervenfortsätze entwickelt hat.

Als positive Beweise für diese Ansicht möchte ich, abgegesehen von der bisher gegebenen Beschreibung der Nebennieren der Embryonen noch folgende Punkte anführen:

1) An der distalen Spitze, sowie an zahlreichen Punkten der Peripherie finden sich bei ausgewachsenen Thieren Zellen, welche durch ihr Aussehen eine ununterbrochene Kette zwischen der Ganglienzelle und Markzelle erkennen lassen[1]).

2) Die Zahl der als embryonale Ganglienzellen gedeuteten Gebilde ist auch bei den ältesten Embryonen gegenüber der Zahl der Ganglienzellen vom erwachsenen Thier noch eine so grosse, dass eine Umwandlung aller jener in echte Ganglienzellen nicht anzunehmen ist[2]).

3) Weist auch das Lageverhältniss von Rinde und Marksubstanz bei den 3 Klassen der Amnioten auf ein successives Einwuchern von Zellen von der Peripherie in das Innere des Organes hin, indem die Marksubstanz bei den Reptilien zum grössten Theil dorsal an der Peripherie, bei den Vögeln durch

1) Weiter unten soll Genaueres über diese Zellen mitgetheilt werden.

2) Ein gleiches Verhältniss besteht nach den Untersuchungen Braun's auch bei den Reptilien.

das ganze Organ vertheilt, bei den Säugethieren endlich im Inneren desselben gelegen ist.

Zum Beweis wie genau in den Hauptzügen die Entwicklung der Marksubstanz bei Vögeln und Säugethieren übereinstimmt, erlaube ich mir die Art des Eindringens derselben bei Säugethieren nach Mitsukuri anzufügen. Er schreibt darüber pag. 26 folgendes: The method of entrance of the medullary substance into the suprarenal bodies may be stated briefly as follows: — The peripheral sympathetic plexus, which is formed ventrally to the aorta in the abdominal region, sends in processes into the body of suprarenals at various points — the one at the posterior end of the organ being by far the largest — and the cells thus carried in become gradually transformed into the cells of the medullary substance."

Die Nebenniere ist ein Organ, welches, wie wir gesehen haben, aus zwei ganz verschiedenen Geweben zusammengesetzt ist, von denen eines in letzter Linie aus dem Coelomepithel, das andere aus den Anlagen sympathischer Ganglien abstammt. Beide sind, wie bekannt, bei den Vögeln in gänzlich ungeordneter Weise durcheinander geschlungen. Den Hauptbestandtheil des Organes bilden die breiten Epithelstränge, welche ich deshalb „Hauptstränge" nennen möchte. Zwischen ihnen breiten sich die in ihrer Anordnung regellosen nervösen Zellen aus, welche als Zwischenstränge alle Lücken des Organes ausfüllen. Es ist schon oft über das Unpassende der von den Säugethieren hergenommenen Bezeichnungen von Rinde und Mark geklagt worden. Ich glaube daher nicht Unrecht zu thun, wenn ich für die Vögel eine andere Bezeichnung dieser Bildungen vorschlage.

Ich habe mich bei der Untersuchung der Structur der Nebennieren nicht ausschliesslich auf das Huhn beschränkt, sondern dieselbe auch auf Taube, Fink, Kanarienvogel, Lerche und Ente ausgedehnt. Trotzdem beziehen sich die nachstehenden Mittheilungen ausschliesslich auf das Huhn, von welchem ich die meisten Präparate angefertigt habe, und nur in denjenigen Fällen, in welchen sich abweichende Verhältnisse bei anderen Vogelarten vorfanden, bin ich auch auf jene genauer eingegangen.

Die Nebenniere besitzt bei einem ausgewachsenen Huhn eine ungefähre Länge von 8—10 Millimeter. Sie liegt unmittel-

bar unter den Geschlechtsdrüsen, bei jungen Thieren nur in ihrer unteren Hälfte, bei ausgewachsenen in ihrer ganzen Ausdehnung von den Hoden, respective dem grossen, linken Ovarium überdeckt. Von der Bauchhöhle betrachtet zeigt sie sich als flache Pyramide, deren Grundfläche ein gleichseitiges Dreieck ist; mit ihrer oberen Spitze liegt sie in der Höhe der unteren Lungengrenze, ihre untere Spitze verlängert sich beim Hahn gegen das Vas deferens, welches aus der, an ihrer medialen Seite gelegenen Epididymis austritt.

Das Organ ist von einer dünnen, nur in einzelnen Streifen verdichteten Kapsel umhüllt, welche sowohl die Kontouren der aus Strängen zusammengesetzten Läppchen, als auch seine Farbe — weiss-gelb bis dottergelb — durchscheinen lässt.

Diese Farbe rührt von einer Menge feinster Tröpfchen her, welche in den Epithelzellen enthalten sind. Wenn man das Organ frisch, unter Zusatz von Kochsalz zerzupft, ist es ganz unmöglich, einen Einblick in die Structur der Stränge zu erhalten. Sie sind von diesen Tröpfchen, welche dann auch in grosser Menge frei in der Flüssigkeit schwimmen, und offenbar bei der Präparation aus ihren Zellen ausgefallen sind, dicht erfüllt.

Die Tröpfchen sind zumeist äusserst klein, doch trifft man auch grössere, und kann eine continurliche Reihe von den kleinsten bis zu solchen von ansehnlicher Grösse wahrnehmen. Sie sind stark lichtbrechend, lösen sich in Alkohol, Aether, Chloroform, färben sich mit Osmiumsäure schwarz, mit Alkanna roth: kurz lassen keinen Zweifel über ihre Fettnatur übrig.

Schon Braun (8) hat auf die merkwürdige Thatsache hingewiesen, dass sich diese Fetttropfen in verdünnter Chromsäure lösen; er schliesst daraus, dass hier nur eine dem mikroskopischen Verhalten nach fettähnliche Substanz vorliege. Ich möchte dieser Beobachtung noch folgende beifügen.

Durch Dekhuyzen (Centralblatt für Physiologie 1889. Nr. 21) und Flemming (Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie und mikroskopische Technik VI. Bd., pg. 39 u. 178) wurde aufmerksam gemacht, dass sich osmirtes Fett in Terpentin, Aether absol., Xylol und terpentinigen Lacken löse. Dagegen findet nach Flemming in Chloroform und Nelkenöl keine Lösung des osmirten Fettes statt. Ich finde nun, dass die Fetttropfen in den Hauptsträngen der Nebenniere zwar nicht in

Nelkenöl, jedoch in Chloroform und Bergamottöl löslich sind. An Präparaten, die in reiner Osmiumsäure oder in Flemmingschem Gemisch gehärtet waren, und zum Behuf der Paraffineinbettung in reines Chloroform gelegt, sowie an solchen, welche in Celloidin geschnitten und in Bergamottöl aufgehellt worden waren, ist das Fett der Stränge vollkommen extrahirt, während die Fettzellen in der Kapsel und dem angrenzenden Bindegewebe pechschwarz gefärbt sind.

Ich glaube, daraus folgern zu dürfen, dass das Nebennierenfett mit dem normalen Körperfett nicht identisch ist, ohne aber — nach den anderweitigen Reactionen — seine Natur als Fett leugnen zu können.

Eine zweite Art von Körnchen finde ich neben diesen Fetttröpfchen in der Nebenniere nicht. Braun beschreibt bei den Reptilien ausserdem gelbe Körchen, mit welchen die kleinsten dieser Fetttröpfchen leicht zu verwechseln wären. Sie sollten es auch sein, welche die gelbe Farbe des Organes bedingen. Ich war nicht im Stande, weder bei Vögeln, noch auch bei mehreren untersuchten Reptilien (Lacerta, Tropidonotus, Stellio) solche Körnchen zu sehen und muss daher auch die gelbe Farbe des Organes als Wirkung des Fettes auffassen.

Die Hauptstränge besitzen an Schnitten eine Dicke von 0,04—0,066 mm. Sie zeigen den Bau von Drüsenschläuchen. Die Zellen sind in Form eines einschichtigen Cylinderepithels mit ihren Axen senkrecht zur Wandung angeordnet, doch fehlt den Schläuchen ein Lumen. Ein solches existirt nur an den peripheren Strängen bei der Taube.

Ebensowenig besitzen sie eine eigene Membrana propria. Die Zellen liegen dem Endothel der weiten Kapillaren scheinbar direct auf, nur eine Lage feinster Fibrillen trennt sie von demselben. Häufig findet man auch innerhalb der Stränge kernartige Gebilde, welche Bindegewebszellen angehören, deren feinste Ausläufer Maschen bilden, in welchen die Epithelzellen enthalten sind.

Dieses feine Fasernetz in den Strängen war es auch, welches v. Brunn (1) zur Annahme bewog, die Strangzellen als modificirte Bindegewebszellen aufzufassen, indem er einen Zusammenhang dieser Zellen mit den Fasern zu erkennen glaubte. Aehnliche Netze finden sich auch in der Rinde der Säugethiernebenniere, nur sind sie dort noch reichlicher entwickelt, sodass

die einzelnen Epithelzellen einen höheren Grad von Selbstständigkeit erlangen, während sie hier noch zu Strängen zusammengeordnet sind. Dadurch aber, dass die Hauptstränge nur von einer sehr dünnen Faserlage umhüllt sind und einer Membrana propria entbehren, verlieren sie dort, wo sie zusammenstossen, den Charakter eines soliden Schlauches und erzeugen den Eindruck von Zellhaufen, wofern nicht die reihenweise Anordnung der Kerne auf einen speciellen Bau hinweist.

Die Kerne sind rund oder oval, gehärtet im Durchmesser ungefähr 0,008 mm messend. Sie liegen parallel neben einander, von der Wand circa um ihren doppelten Durchmesser entfernt.

Einen bestimmten Character besitzen die Zellen bei der Taube. Man muss hier zwischen den peripheren und mehr central gelegenen Hauptsträngen unterscheiden. Sie zeichnen sich vor denen der anderen Vögel durch ihren Pigmentgehalt aus. Fig. 15 zeigt einen Abschnitt aus einem peripheren Hauptstrang. Die Zellen sind schmal, cylindrisch, nach innen zu sich verbreiternd, und mit halbkreisförmiger Rundung gegen das Lumen abschliessend. In der Mitte der Zelle ihre ganze Breite einnehmend liegt der Kern. Im freien Theil einer jeden findet sich ein gelbbraunes, rundes Korn. Die Hauptstränge, welche central gelegen sind, entbehren des Lumens und ihre Pigmentkörner sind je näher dem Centrum um so kleiner. Ich glaube demnach das Auftreten von Lumina mit dem Pigmentgehalt, respective dem Anwachsen des Pigmentes in den Zellen in Beziehung bringen zu müssen. Bei Behandlung des Pigmentes mit Schwefelammonium und nachfolgender Abspülung der Schnitte in Glycerin trat keine Aenderung seiner Farbe auf[1]).

Bei einer Taube von 4 Tagen fand ich noch keines.

Das Wachsthum der Stränge erfolgt durch Vermehrung der Zellen im ganzen Verlauf derselben und durch Vergrösserung ihrer Elementartheile. Ein Spitzenwachsthum, wie es Braun bei Reptilien beschreibt, existirt bei den Vögeln nicht. Es sind die Kerntheilungen in den Hauptsträngen ganz unregelmässig zerstreut, die Theilungsaxe liegt immer parallel der Kanälchenwand. Sie finden sich das ganze Leben hindurch, in der embryonalen

1) Eisenhaltiges Pigment färbt sich dadurch dunkelgrün bis schwarz. Siehe Quinke, Archiv für klinische Medicin Bd. 27 (1880) und Bd. 33 (1883).

Periode, sowie bei jugendlichen Thieren in reichlicher Menge, bei erwachsenen spärlich; doch sind in jedem Schnitt durch das Organ welche aufzufinden. Da trotzdem keine merkbare Vergrösserung der Nebenniere beim ausgewachsenen Huhn erfolgt, weist die Thatsache, sowie die ganz gleiche, von Canalis (24) bei Säugethieren beobachtete auf einen, über die ganze Lebensdauer sich erstreckenden Process hin, dem zu Folge Zellen zu Grunde gehen, zu deren Ersatz neue gebildet werden. Bei den Säugethieren vollzieht sich diese Neubildung nach den Untersuchungen von Canalis und Gottschau (10) ausschliesslich in der Rinde. Bei den Vögeln dagegen spielt sich jener, wahrscheinlich durch die Function bedingte Process ohne Unterschied im ganzen Organ ab. Ob das Vorkommen von Fettkörnchen in den Strangzellen auf eine fettige Degeneration der letzteren hindeutet, welche eben als Schwund eines Theiles der Zellen aufzufassen wäre, lasse ich dahingestellt. So sehr das Aussehen dieser „Körnchenzellen" für diese Annahme sprechen würde, so ist doch das allgemeine Vorkommen der Fettkörnchen in sämmtlichen Rindenzellen ein wichtiges Argument dagegen.

Während die Zellen der Hauptstränge bei Anwendung von Härtungsmitteln wie Flemming'sches Gemisch oder reine Osmiumsäure, Sublimat, Sublimat-Pikrinsäure und Alkohol cylindrisch erscheinen, und keinerlei Unterschiede unter ihnen erkennbar sind, treten bei Härtung in 1% Chromsäure zwei Zellarten hervor. Die eine characterisirt sich durch eine weitbauchige, becherzellenartige Form des Zellleibes, in der nur wenig Protoplasma und ein runder Kern mit Kernkörperchen enthalten ist, die andere färbt sich gelbbraun, scheint zusammengedrückt und nur die Lücken zwischen den Blasenzellen auszufüllen. Behandelt man die Schnitte mit Essigsäure-Hämatoxylin (Kultschitzky) und darauf mit Ferrid-Cyankalcium (Schaffer), so nehmen die ersteren einen blassblauen, die letzteren einen dunkelschwarzblauen Ton an. Die Vertheilung der Blasenzellen in den Strängen ist eine wechselnde. An manchen Punkten constituiren sie dieselben beinahe ausschliesslich, an manchen fehlen sie vollständig. An der Peripherie finden sich häufig Zellcomplexe, welche den bei anderwärtiger Härtung erhaltenen Bildern entsprechen. Doch kann man daraus nicht auf ungleiche Einwirkung der Chromsäure entsprechend ihrem Eindringen in das Organ schliessen, denn wie

aus Fig. 16 hervorgeht, finden sich Blasenzellen auch in der Peripherie. Es besitzt also die Chromsäure eine specifisch quellende Wirkung auf gewisse Zellen der Hauptstränge. Da aber gar keine Regelmässigkeit in dem Auftreten dieser Reaction liegt und bei anderen Fixirungsmethoden ein Unterschied zwischen den Zellen der Hauptstränge fehlt, möchte ich derselben keine weitere Bedeutung beilegen.

So unverlässlich die Ergebnisse sind, welche die Hauptstränge bei der Chromsäure-Behandlung liefern, so maassgebend sind sie für die Zwischenstränge.

Die Chromsäure ist durch Henle in die Technik der Nebennierenuntersuchung eingeführt worden und muss immer einen wichtigen Bestandtheil derselben bilden, da sie Mark und Rindensubstanz dadurch scharf von einander zu trennen vermag, dass sie jene bräunt. Die Bräunung betrifft das ganze Protoplasma. Eine etwa in Körnchenform eingelagerte Substanz, für welche diese Reaction specifisch wäre, konnte ich nicht wahrnehmen (B. Z. Fig. 14 und 16).

Ausser mit der Chromsäure vermag man aber auch fast mit jeder Färbemethode die beiden Substanzen zu unterscheiden, weil die Zellen der Zwischenstränge die Eigenschaft besitzen, Kernfärbestoffe mit gleicher Leichtigkeit aufzunehmen, wie die Kerne, sodass man schon bei einfacher Anwendung von Hämatoxylin oder Carmin, noch besser natürlich bei Doppelfärbungen stets deutliche Bilder über die Vertheilung der beiden Substanzen erhält.

Ausserdem enthalten sie kein Fett, lassen sich also auch durch Osmiumsäure von den Hauptsträngen differenciren.

Die Zellen liegen in den Zwischensträngen in Maschen von lockerem Bindegewebe und zwar derart, dass eine jede eine eigene bindegewebige Hülle besitzt. Von einer regelmässigen Anordnung wie innerhalb der Hauptstränge ist hier keine Rede. Ihre Vertheilungsform ist eine höchst wechselnde. Sie können als einzelne Zellen einem Hauptstrang angelagert sein oder sich auch in grossen Complexen zwischen die Hauptstränge einschieben (Fig. 12). An der Peripherie des Organes bilden sie bei allen untersuchten Species eine 1—3 Zellen breite Zone. Dort findet man auch jene Zellen, welche als Zwischenstadien zwischen Ganglien und Markzellen aufgefasst werden müssen (Ü. Z. Fig. 14 u. 16).

Die echten Markzellen besitzen einen Durchmesser von 0,017—0,019 mm und sind rund bis oval, polygonal oder unregelmässig sternförmig gebildet. Ihr Kern ist klein, rund, der Zellleib färbt sich intensiv mit Kernfärbemitteln und gelblichbraun in Chromsäure und chromsauren Salzen.

Solche Zellen liegen jedoch nicht ausschliesslich im Inneren des Organes, sondern finden sich auch eingestreut unter den Ganglienzellen der Kapsel (Fig. 14).

Man trifft dort neben echten Ganglienzellen mit kreisrundem Kern von 0,012 mm Durchmesser ziemlich grosse Zellen mit graubräunlichem gekrönten Protoplasma und einem Kern, der häufig das Aussehen des Kernes einer Ganglienzelle besitzt, der kreisrund ist und ein Kernkörperchen enthält, welches sich den Färbungs-Reactionen gegenüber wie das einer echten Ganglienzelle verhält. Manchmal fehlt jedoch diese typische Beschaffenheit des Kernes und es kann an Stelle eines besonders hervortretenden Nucleolus ein deutliches Gerüst erscheinen. Es liegen also hier Zellen vor, von denen die einen den entschiedenen Eindruck kleiner Ganglienzellen machen, während man über den Character anderer, welche sich von jenen nur in den feinsten Details unterscheiden, keine bestimmte Aussage machen kann. Ob die Zellen der ersten Art mit Nervenfasern zusammenhängen, müsste mit Hilfe anderer Methoden als der angewandten untersucht werden.

Wie aus Fig. 16 hervorgeht, setzen sich diese „Uebergangszellen“ continuirlich in die Zwischenstränge fort. Neben solchen, deren Protoplasma nur einen schwach bräunlichen Ton besitzt, liegen Zellen, welche sich mit Chromsäure schon intensiv gelbbraun färben; ausserdem nimmt auch der Kern an Grösse ab und zeigt an den typischen Zwischenstrangzellen bei dieser Fixirungsmethode ein homogenes Aussehen (B. Z. Fig. 14 u. 16).

Echten Ganglienzellen und Nervenfasern begegnet man nur selten im Inneren des Organes. Die ersteren liegen dann — wie Fig. 13 (G. Z.) zeigt — inmitten von Markzellen. Die Nervenfasern, die man hie und da zwischen den Strängen trifft, gehören nachweisbar zu diesen einzelnen, zerstreuten Ganglienzellen und besitzen keine Beziehung zu den Zellen der Zwischenstränge.

Ich glaube daraus, dass die Hauptmasse der Zwischenstrangzellen in der Rindenzone des Organes mit Uebergangszellen und

manchmal auch, sowohl im Inneren als auch in der Kapsel mit echten Ganglienzellen innig vermengt liegt, schliessen zu können, dass keine genetische Differenz zwischen diesen Zellarten existirt.

Es wird ein dankbares Feld künftiger Forschung sein, jene embryonalen Studien, in welchen sich die Markzellen aus der Masse der Ganglienzellen ablösen, beim Hühnchen also die Stadien vom 17.—20. Brüttag mit Hilfe feinerer histologischer Methoden zu studiren. Vorerst müsste wohl nach der von Ramon y Cajal für die Spinalnervenentwicklung angewendeten, modificirten Methode von Golgi auch die Entwicklung des sympathischen Nervensystems untersucht werden. Dann steht zu erwarten, dass wir auch für die Details der Bildung der Markzellen ein Verständniss gewinnen werden.

Zum Schluss erfülle ich eine angenehme Pflicht, indem ich meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor v. Ebner für die warme Förderung und vielseitige Unterstützung, die er mir bei meinen Untersuchungen zu Theil werden liess, an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank ausspreche.

Erst nach Beendigung vorstehender Untersuchungen ist mir die Arbeit von Walter Felix: „Die erste Anlage des Excretionssystems des Hühnchens, Zürich 1891“ in die Hände gekommen, über deren wichtigste Ergebnisse der Verfasser bereits eine vorläufige Mittheilung gemacht hatte. Es zeigt sich, dass auch hier die erste Anlage der Vorniere in segmentalen Ausstülpungen der in diesem Stadium (8 Urwirbel) noch ungetrennten Seitenplatten besteht, die an jener Stelle liegen, an welcher sie an das Ursegment anstossen. Dass wir darin wirklich die beginnende Bildung der Excretions-Organe zu erblicken haben, geht unzweifelhaft aus den völlig gleichen Verhältnissen bei sämmtlichen übrigen Wirbelthieren hervor.

Nach der von Felix aufgestellten engen Umgrenzung des Begriffes Vorniere ist es selbstverständlich, dass diejenigen Bildungen, aus welchen ich die Nebenniere ableite, von diesem Autor nicht als distaler Theil der Vorniere anerkannt werden können. Dass ein grosser Unterschied zwischen denjenigen Kanälen, welche das proximale Stück des Wolff'schen Ganges bilden, und denjenigen, welche gar nicht mit ihm in Zusammenhang treten, exi-

stirt, liegt auf der Hand. Solange jedoch die übrigen Vertebraten in Bezug auf die Genese dieser letzteren Kanälchen noch nicht untersucht sind, glaube ich vorläufig meine Ansicht aufrecht halten zu sollen, da sie, abgesehen von jenen Modificationen, welche das späte Auftreten am rasch gewachsenen Embryo mit sich bringt, in Bezug auf Bildung und Lage mit den proximalen Vornierenkanälchen übereinstimmen.

Verzeichniss der citirten Aufsätze.

1. A. v. Brunn, Ein Beitrag zur Kenntniss des feineren Baues und der Entwicklung der Nebennieren. Archiv für mikr. Anat. VIII. Bd.
2. W. His, Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. I. Die Entwicklung des Hühnchens im Ei. Leipzig 1868.
3. W. Waldeyer, Eierstock und Ei. Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Sexualorgane. Leipzig 1870.
4. Fr. Leydig, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.
5. A. Brandt, Ueber den Zusammenhang der Glandula suprarenalis mit dem Parovarium resp. der Epididymis bei Hühnern. Biolog. Centralblatt Bd. IX, Nr. 17.
6. F. M. Balfour, A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878.
   Derselbe, Ueber die Entwicklung und Morphologie der Suprarenalkörper (Nebennieren). Biolog. Centralbl. 1881, Nr. 5.
   Derselbe, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Aus dem Englischen übersetzt von Dr. B. Vetter. Jena 1881.
7. A. v. Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Aufl. Leipzig 1879.
8. M. Braun, Bau und Entwicklung der Nebennieren bei Reptilien. Arbeiten aus dem zoot.-zool. Institut Würzburg. Vol. 5.
9. Mitsukuri, On the Development of the Suprarenal-Bodies in Mammalia. Quarterly journal of microsc. sc. Vol. 22.
10. M. Gottschau, Structur und embryonale Entwicklung der Nebennieren bei Säugethieren. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abth. 1883.
11. Weldon, Note on the Origin of the Suprarenal-Bodies of Vertebrates. Proceed. of the royal society. Vol. XXXVII.
    Derselbe, On the Suprarenal-Bodies of Vertebrata. Quart. journ. of microsc. sc. Vol. XXV. 1885.
12. C. K. Hoffmann, Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenital-Organe bei den Reptilien. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie. 48. Bd. 1889.

13. R. Semon, Die indifferente Anlage der Keimdrüsen beim Hühnchen und ihre Differenzirung zum Hoden. Habilitationsschrift. Jena 1887.
14. J. Janošik, Bemerkungen über die Entwicklung der Nebennieren. Archiv für mikrosk. Anat. 1883. 22. Bd.
15. G. v. Mihálcovics, Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Internationale Monatsschrift für Anatomie und Histologie. Bd. II. 1885.
16. J. Janošik, Bemerkungen über die Entwicklung des Genitalsystems. Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissenschaften. Mathem.-naturwissensch. Classe. XCIX. Bd. 1890.
17. G. Valenti, Sullo sviluppo delle capsule surrenali nel pollo ed in alcuni mammiferi. Pisa 1889.
18. J. W. van Wijhe, Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Excretionssystems bei Selachiern. Arch. für mikrosk. Anat. 33. Bd.
19. R. Semon, Ueber die morphol. Bedeutung der Urniere in ihrem Verhältniss zur Vorniere und Nebenniere und über ihre Verbindung mit dem Genitalsystem. Anatom. Anzeiger 1890.
20. J. Rückert, Ueber die Entstehung der Excretionsorgane bei den Selachiern. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatom. Abtheilung. 1888.
21. Mollier, Ueber die Entstehung des Vornierensystems bei Amphibien. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatom. Abtheilung. 1890.

Vgl. dazu die Referate von Rückert in der „Münchener medicin. Wochenschr.“ 1889, pag. 524 und in den „Sitzungsberichten der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie zu München“.
22. W. Nagel, Ueber die Entwicklung des Urogenitalsystems des Menschen. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXIV, 1889.
23. C. Semper, Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut Würzburg. 1875.
24. P. Canalis, Contribution à l'étude du développement et de la pathologie des capsules surrénales. Internationale Monatsschrift für Anatomie u. Physiologie. IV. Bd.
25. A. D. Onody, Ueber die Entwicklung des sympathischen Nervensystems. Archiv für mikrosk. Anatomie. XXVI. Bd. 1886.
26. Masamaro Inaba, Notes on the Development of the Suprarenal Bodies in the Mouse. Journal of the college of science, Japan. Vol. IV, Part. I.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIX—XXXI.

Tafel XXIX.

Fig. 1. Querschnitt durch einen Hühnerembryo von der Mitte des dritten Tages in der Höhe der Theilungsstelle der Aorta. Ocular 3 (Reichert), Objectiv 4 (Hartnack). V. K. = Vornieren-Kanälchen, welches hier offen in die Bauchhöhle mündet. Wg. = Wolff'scher Gang. M. = Anlage des Malpighi'schen Körperchens. A. = Aorta, V. c. = Vena cardinalis, R. m. = Radix mesenterii.

Fig. 2—4. 3 auf einander folgende Querschnitte durch den ventralen Abschnitt der Urnierenregion, $^1/_3$ mm oberhalb des Abganges der Art. omphalo-meseraicae bei einem 3 Tage alten Embryo. Reichert: Ocular 3, Objectiv 7 a. V. K. = Vom Coelomepithel schon vollständig abgeschnürtes Vornierenkanälchen, auf 2 und 3 ein Lumen führend, auf Fig. 4 bereits obliterirt. M. = Malpighi'sches Körperchen. Nns. = durch Sprossung aus dem Vornierenkanälchen entstandene und bereits von ihm abgetrennte Nebennierenstränge. A. = Aorta, Blg. = Blutgefäss.

Fig. 5. Querschnitt durch einen Hühnerembryo von 76 Stunden; Ocular 3 (Reichert), Objectiv 4 (Hartnack). Nns. = Nebennierenstränge, frei im Bindegewebe zwischen Aorta, Urniere und Peritoneal-Epithel. M. = Malpighi'sches Körperchen, Wg. = Wolff'scher Gang, A. = Aorta, V. c. = Vena cardinalis, R. m. = Radix mesenterii.

Fig. 6. Querschnitt durch dieselbe Gegend wie die Fig. 2—4 bei einem Embryo von 79 Stunden. Reichert: Ocular 3, Objectiv 7 a. Nns. = Nebennierenstrang, direct unter dem Keimepithel. K. E. = Keimepithel, Blg. = Blutgefäss, Wg. = Wolff'scher Gang, Uk. = Urnierenkanälchen.

Fig. 7. Querschnitt durch einen ca. 99 Stunden alten Embryo. Proximaler Abschnitt der Nebennierenregion. Vergr. wie bei Fig. 5. Nns. = Nebennierenstrang. M. = Malpighi'sches Körperchen, Wg. = Wolff'scher Gang, Uk. = Urnierenkanälchen, R. m. = Radix mesenterii, Ch. = Chorda, Sp. = Spinalnerv.

Tafel XXX.

Fig. 8. Querschnitt durch den distalen Theil der Nebennierenregion desselben Embryos. Reichert: Ocular 3, Objectiv 7 a. Nns. = Nebennierenstränge, theilweise der Kapsel eines Malpighi-schen Körperchens unmittelbar anliegend. M. = Malpighi-sches Körperchen. Uk. = Urnierenkanälchen. K. = Keimdrüse, K. E. = Keimepithel, Ue. = Ur-Ei, Sy. = Sympathicus, A. = Aorta, B. = Blutgefäss.

Fig. 9. Querschnitt durch die Rückengegend eines 9 Tage alten Embryos (♂). Vergr. 35. Nn. = Nebenniere, U. = Urniere, N.

= bleibende Niere (oberstes Ende). D. = Dorsaler Wirbelbogen, W. = Wirbelkörper, R. = Rückenmark, H. = Hintere Wurzeln, V. = Vordere Wurzeln, Sp. G. = Spinal-Ganglien, Ri. = Rippe, G. = Geschlechtsnerv, S. = Ganglion des Grenzstranges des Sympathicus. S. G. = Sympathisches Ganglion, medial von der Nebenniere, A. = Aorta.

Fig. 10. Das histologische Detail von Nebenniere und sympathischem Ganglion aus Fig. 9, linke Seite. Vergr. 320. Nns. = Nebennierenstränge, G. = Ganglienzelle, g. = unentwickelte Ganglienzelle, Nf. Nervenfasern, Bg. = Bindegewebe, B. = Blutgefäss.

Fig. 11. Dorsale Partie der Nebenniere eines Hühnerembryos (♂) von 16 Tagen. Vergr. 375. H. = Hauptstränge, deren Zellen sich bei a schon in 2 Reihen zu ordnen beginnen, Z. = Anlage der Zwischenstränge, welche sich hier zwischen Kapsel und Hauptstränge einschieben. Bg. = Bindegewebe, B. = Blutgefäss.

Fig. 12. Partie aus der Nebenniere eines erwachsenen Huhnes (Alkoholhärtung). H. = Hauptstränge. Z. = Zwischenstränge, B. = Blutgefäss.

Tafel XXXI.

Fig. 13. Aus dem Inneren der Nebenniere eines Huhnes. G. Z. = Ganglienzellen mit den zugehörigen Nervenfasern (= Nf.) in einem Zwischenstrang (= Z.) eingelagert. H. = Hauptstrang.

Fig. 14. Aus der Kapsel der Nebenniere eines erwachsenen Huhnes (Chromsäurehärtung). G. Z. = Ganglienzellen, B. Z. = braune Zellen, welche auch die Zwischenstränge constituiren, hier an der Peripherie aber mit Ganglienzellen vermengt sind. Ü. Z. = Uebergangszellen. Der stärkere und schwächere Grad von Bräunung, welcher zugleich für die Natur der Zellen entscheidend ist, wurde durch die Schattirung wiederzugeben versucht.

Fig. 15. Hauptstrang mit Lumen aus der äusseren Zone der Nebenniere einer Taube. K. = Kern, P. = Pigmentkorn, B. = Blutgefäss.

Fig. 16. Kapsel und peripherste Partie der Nebenniere eines Huhnes. Härtung in Chromsäure, Färbung in Kultschitzky'schem Hämatoxylin mit nachfolgender Differenzirung in Weigert-scher Entfärbungsflüssigkeit. Die Hauptstränge (H.) zeigen die Blasenzellen (Bl. Z.), welche bei der angewandten Methode blass blau erscheinen, während die dazwischen liegenden dunklen Zellen im Präparate schwarz-blau gefärbt sind. In den Zwischensträngen erscheinen Uebergangszellen (Ü. Z.) und braune Zellen (B. Z.), die ersteren in grösserer Zahl in der Kapsel, die letzteren dem Inneren des Organes zugekehrt. Bg. = Bindegewebe der Kapsel, B. = Blutgefäss.

(Aus dem Institute für experimentelle Pathologie in Innsbruck.)

Die Anordnung und Neubildung von Leukoblasten und Erythroblasten in den Blutzellen bildenden Organen.

Von

Prof. Dr. M. Löwit, Innsbruck.

Hierzu Tafel XXXII—XXXIV.

I. Einleitung und Untersuchungsmethode.

Die Unterscheidung der Leukoblasten und Erythroblasten in den Blutzellen bildenden Organen wurde bei meinen bisherigen Untersuchungen von mir nur auf Grund gewisser Protoplasmacharaktere und einer differenten morphologischen Kernstruktur, sowie auf Grund eines differenten Theilungsmodus der beiden Zellenarten vorgenommen. Dieser Trennung der hämatopoetischen Elemente schlossen sich auch andere Autoren an (Denys, Howell, van der Stricht), welche die gleiche Sonderung der lymphoiden Elemente der Blutzellen bildenden Organe erkannten. Die von mir am Krebsblute, am Blute einiger niederer Wirbelthiere, an den Zellen der Lymphdrüsen und des Ductus thoracicus beim Kaninchen durchgeführten Untersuchungen [1]) machten es jedoch wahrscheinlich, dass neben der morphologischen Strukturdifferenz auch eine chemisch differente Zusammensetzung der „chromatischen" Kernsubstanz der beiden Zellenarten vorhanden ist. Dieser Umstand legte den Gedanken nahe, auf Grund der geschilderten differenten Reaktionen [2]) einen besseren Einblick in die Anordnung der Leuko- und Erythroblasten innerhalb der Blutzellen bildenden Organe zu gewinnen, als es bisher möglich war. Diese Versuche scheiterten jedoch durchgehends an dem Umstande, dass alle jene Reagentien, welche die „chromatische" Substanz der einen Zellenart ganz oder theilweise zur Lösung

1) Ziegler's Beiträge etc. 1891, Bd. X, S. 213 f.

2) a. a. O. S. 252 f.

brachten, auch an den Zellen der andern Art keine guten Fixirungen bewirkten, so dass auf Schnittpräparaten eine scharfe Trennung des Zellenmaterials unmöglich war.

Bei einer gelegentlichen Durchsicht meiner alten aus dem Jahre 1885 stammenden Präparate fand ich nun an Schnitten aus dem Knochenmark und dem Pancreas Asellii von Kaninchen, die nach Rabl in 0,3 % Platinchlorid gehärtet und mit Safranin gefärbt waren, eine eigenthümliche Differenzirung der zelligen Elemente, die mir von früher (1885) wohl erinnerlich war, die mir aber seiner Zeit unverständlich erschien, weshalb ich auf eine weitere Verfolgung dieser Beobachtung damals verzichtete.

In den genannten Präparaten waren nämlich die vorhandenen Mitosen in allen bekannten Stadien nicht so tadellos wie an Schnitten aus Flemming'scher Flüssigkeit, aber doch immerhin gut kenntlich und mit Safranin dunkelroth und distinkt gefärbt. Ebenso zeigte eine grosse Anzahl von Zellen mit kleinen ruhenden Kernen, die ich ihrer ganzen Beschaffenheit nach als Erythroblasten ansehen musste, eine scharfe Kernfärbung, während zahlreiche andere Zellen, die ich nach den von mir geschilderten Charakteren als leukoblastäre und leukocytäre Elemente ansprechen musste, eine mehr diffuse und nur blass röthliche Kernfärbung aufwiesen. Dieser mehr gelegentlich gemachte Befund wurde nun systematisch weiter verfolgt.

Da Platinchlorid in Lösungen von 0,1 und 0,3 %, die für die folgenden Untersuchungen stets zur Verwendung kamen, das Hämoglobin nahezu aus allen in Betracht kommenden Zellen extrahirt, so wurde, um Verwechslungen von hämoglobinfreien und hämoglobinhaltigen Zellen auszuschliessen, der Schwerpunkt der Untersuchung in das Studium der eigentlichen Lymphdrüsenzellen verlegt, da innerhalb der Lymphdrüsen, wie frühere Untersuchungen[1]) ergeben hatten, überhaupt keine Hämoglobinbildung stattfindet. Knochenmark und Milz dienten für die hier verfolgten Zwecke mehr als Vergleichsobjekt.

Ueberträgt man nun Lymphe aus den grossen, die mesenterialen Lymphdrüsen eben getödteter Kaninchen verlassenden Lymphgefässen oder aus dem Ductus thoracicus, wobei aber, um

1) Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien 1887, III. Abth., Bd. 95.

die Beimengung fremder, später noch genauer zu erörternder zelliger Elemente zu vermeiden, auf die Lymphdrüsen selbst keinerlei Druck ausgeübt werden darf, in Platinchlorid von der oben angegebenen Concentration, so kann man schon an ungefärbten Präparaten mittels guter Systeme die Anwesenheit zweierlei Zellenarten von verschiedenem Aussehen constatiren, die sich hauptsächlich durch eine differente Kernbeschaffenheit von einander unterscheiden lassen. Der Kern der einen Zellenart (Fig. 1 a, b, c, d) ist durch die Gegenwart einer scharf contourirten, stark glänzenden Inhaltsmasse ausgezeichnet; bei der Kleinheit der Kerne ist eine genaue Angabe über die Anordnung dieser Inhaltsmasse nicht möglich, in den kleineren Zellen (Fig. 1 a) wird der Eindruck einer bälkchenartigen Anordnung dieser Substanz hervorgerufen, in den grösseren Zellen (Fig. 1 b) liegt wahrscheinlich ein Convolut von Bälkchen oder Schlingen dieser Substanz vor, über deren näheren Zusammenhang keine Angabe gemacht werden kann. Das aber kann schon an ungefärbten Präparaten mit Bestimmtheit ausgesagt werden, dass die in der Lymphe vorhandenen, in Mitose begriffenen Zellen (Fig. 1 b, c, d) ihrer Kernbeschaffenheit nach dieser Zellenart angehören. Das Protoplasma dieser Zellen ist an den kleinen Exemplaren oft kaum angedeutet, oft als schmaler, homogener blasser Saum um den scharf begrenzten runden Kern sichtbar, an den grösseren, in den verschiedenen Stadien der Mitose begriffenen Zellen wird das Protoplasma deutlicher und erscheint dann meistens mehr oder weniger deutlich granulirt. Die in indirekter Theilung befindlichen Zellen zeigen die verschiedenen Stadien dieser Theilungsart, sie sind klein und nicht scharf fixirt, immerhin aber mit genügender Deutlichkeit kenntlich. Uebt man bei der Gewinnung der Lymphe aus dem Lymphgange auf die Lymphdrüsen selbst einen nur geringen Druck, so können innerhalb der Lymphe analoge, aber weit grössere Zellen in der Regel nachgewiesen werden, die gleichfalls mitotische Theilung, aber in weit grösseren und deutlicheren Bildern erkennen lassen. Auf die Beschreibung und Bedeutung dieser grösseren Zellen komme ich später zurück, hier hebe ich nur hervor, dass sie nicht zu den Blutzellen bildenden Elementen des Lymphdrüsengewebes gehören und unter normalen Verhältnissen in der Lymphe nicht enthalten sind.

Die soeben erörterten kleineren Zellen kann ich ihrem

ganzen Verhalten nach nur als die in der Lymphe enthaltenen Erythroblasten ansprechen.

Die zweite der früher erwähnten in der Lymphe enthaltenen Zellenarten (Fig. 2 a—e) ist vorwiegend durch das blasse, gelegentlich sogar mehr homogene Aussehen des Kernes ausgezeichnet, in welchem meistens vereinzelte Granula von einem weit geringeren Lichtbrechungsvermögen erkannt werden können, als sie der gesammten Inhaltsmasse des Kernes der ersten Art zukommt. Eine deutliche Kernstruktur ist nicht kenntlich, nur in einzelnen grösseren Zellen treten gelegentlich im Kern (Fig. 2 d) matte Fäden und Streifen hervor. Mitotische Theilungsfiguren von entsprechend blasser Kernbeschaffenheit konnten nicht aufgefunden werden, wohl aber kamen Bilder zur Beobachtung, welche als Amitose angesprochen werden konnten. Das Protoplasma dieser Zellen ist meistens matt granulirt, in einzelnen grösseren Exemplaren (Fig. 2 d, e) wurden im Zellleib eigenartige nabel- oder nierenförmige nicht bewegliche Körper gesehen, die in den Zellen der ersteren Art nicht constatirt werden konnten, von denen ich nicht entscheiden kann, ob sie den von mir anderwärts[1]) beschriebenen pyrenogenen Körpern, oder den von Flemming[2]) in Leukocyten zuerst beschriebenen Attractionssphären entsprechen, oder welche Bedeutung sonst ihnen zukommt. In den in gleicher Weise behandelten (einkernigen) Leukocyten des Tritonenblutes und der Milz des gleichen Thieres, sowie an einzelnen Leukocyten des Krebsblutes treten diese Gebilde weit schärfer als beim Kaninchen hervor.

Ich kann diese Zellen der zweiten Art ihrem Aussehen und ihrer Beschaffenheit nach nur als die Leukoblasten der Lymphe ansehen. Leukoblasten und Erythroblasten der Kaninchenlymphe werden daher durch Platinchlorid von 0,1—0,3 % schon in ungefärbten Präparaten unterscheidbar. Weit deutlicher treten die Unterscheidungsmerkmale an gefärbten Präparaten hervor; diese wurden in folgender Weise hergestellt.

Ein Tropfen der durch Platinchlorid fixirten Lymphe wird auf dem Deckglas in dünner Lage aufgestrichen und in lufttrockenem Zustande in Wasser gut ausgewaschen. Hierauf wird

1) Ziegler's Beiträge etc. X, S. 272 f.

2) Archiv für mikroskop. Anat. XXXVII, S. 249 f.

das Deckglas in Alcohol übertragen und in demselben einige Zeit belassen. Wird nun mit Safranin (2—3 Minuten) gefärbt und in neutralem Alcohol entfärbt, bis keine sichtbaren Farbstoffwolken vom Präparate sich entfernen, hierauf in Nelkenöl oder Balsam untersucht, so zeigen die Zellen der einen Art, welche den früher erwähnten Erythroblasten entsprechen, eine dunkle Kernfärbung mit ungefärbtem Zellleib. In einzelnen Zellen, namentlich in den kleinen Exemplaren, ist der Kern gleichmässig roth gefärbt, in anderen ist jedoch auch in den kleinen Zellen eine deutliche Netz- oder Gerüststruktur der „chromatischen" Substanz im Kern sichtbar. Die vorhandenen Mitosen sind dunkel roth gefärbt, und wenn auch die „chromatischen" Schleifen nicht scharf hervortreten, so ist für den Geübten doch die mitotische Theilungsfigur selbst hinlänglich deutlich kenntlich.

Die Zellen der zweiten Art, welche den früher erwähnten Leukoblasten entsprechen, zeigen einen diffus und matt rosa gefärbten Kern, in welchem ab und zu vereinzelte „chromatische" Körner, wie am ungefärbten Präparat, hier aber in einer blass rosa Färbung hervortreten. Schon bei dieser einfachen Safraninfärbung tritt eine deutliche Sonderung der beiden erwähnten Zellenarten in der Kaninchenlymphe hervor, die im Wesentlichen den oben erwähnten Befunden aus den Blutzellen bildenden Organen entspricht. Uebergänge zwischen den beiden Zellenarten der Kaninchenlymphe wurden bei der beschriebenen Untersuchungsmethode nicht aufgefunden; auch werden die Unterschiede zwischen diesen beiden Zellenarten noch manifester, wenn man Doppelfärbungen anwendet, auf deren Besprechung ich später zurückkommen werde.

Das Platinchlorid differenzirt also unter den Zellen der Kaninchenlymphe zwei Formen durch Einwirkung auf den Zellkern derselben. In der einen Form, den Erythroblasten, wird der Kern gut fixirt, und er bleibt gut färbbar, in der anderen Form, den Leukoblasten, gehen gewisse Veränderungen im Zellkern vor sich, die ihren Ausdruck in einer diffusen und schlechten Färbbarkeit des „Chromatins" gefunden haben. Dies gilt aber vorläufig blos für das Safranin. Ich komme hierauf noch zurück.

Da nun durch vorausgegangene Untersuchungen[1]) wahr-

1) Ziegler's Beiträge X, S. 259.

scheinlich geworden war, dass die „chromatische“ Kernsubstanz in den Leukoblasten der Hauptmasse nach als Nucleolin (Pyrenin), die der Erythroblasten jedoch der Hauptmasse nach als Chromatin (Nuclein) aufzufassen ist, so liegt es nahe, die differente Wirkung des Platinchlorids auf die Kerne der beiden Zellenarten mit der wahrscheinlich gemachten differenten chemischen Zusammensetzung des „Kernchromatins“ der beiden Zellenarten in Zusammenhang zu bringen. Auf Grund dieser Voraussetzung würde dann gefolgert werden müssen, dass das Platinchlorid in der genannten Concentration das Chromatin (Nuclein) der Zellkerne gut fixirt und in seiner Färbbarkeit nicht beeinträchtigt, während das Nucleolin (Pyrenin) der Zellkerne schlecht fixirt und in seiner distinkten Färbbarkeit (mit der früher bereits gemachten Einschränkung) wesentlich beeinträchtigt wird.

Um einen näheren Einblick in die durch das Platinchlorid bewirkte Veränderung der Kerne der Leukoblasten und der einkernigen Leukocyten zu gewinnen, wurde auch das Verhalten des Krebsblutes und des zelligen Inhaltes der Tritonenmilz gegen das genannte Reagens in der bereits bei einer anderen Gelegenheit[1]) geschilderten Weise geprüft. Ich kann das Ergebniss dieser Untersuchungen kurz dahin zusammenfassen, dass in den Kernen der Krebsblutzellen und zwar, was besonders betont werden muss, in allen ganz analoge Veränderungen durch das Platinchlorid hervorgerufen werden, wie sie soeben für die Leukoblasten der Kaninchenlymphe beschrieben wurden. An den relativ grossen Kernen der Krebsblutzellen, an welchen die durch das genannte Reagens bedingten Veränderungen besser als an den kleinen Elementen der Kaninchenlymphe studirt werden können, habe ich den Eindruck empfangen, dass es sich nicht um eine Lösung des Nucleolin im Kerninhalte handelt. In einzelnen Zellkernen erscheint zwar die charakteristische Anordnung des Nucleolin (Pyrenin) im Kerne verschwunden, und man erblickt nur einen mehr oder minder dichten fein granulirten Niederschlag im Kerne, in welchem ab und zu noch ein oder mehrere Nucleolinklumpen sichtbar sein können. Ob nun gleichzeitig mit einer „Fällung“ im Kerninhalte eine theilweise Lösung desselben durch das Platinchlorid stattgefunden hat, vermag ich nicht zu entscheiden. Das

1) Ziegler's Beiträge X, S. 252 f.

eine ging aber mit Evidenz aus den diesbezüglichen Beobachtungen hervor, dass in allen Krebsblutzellen durch das Platinchlorid eine entschiedene Veränderung des Kerninhaltes bedingt wurde, die sich in einer mehr oder minder deutlichen Vernichtung oder Abänderung der charakteristischen Kernstruktur, in dem Verluste distinkter Färbbarkeit und in dem Auftreten einer diffusen blassen Kernfärbung (dem Safranin gegenüber) kundgab.

Bei der Untersuchung des zelligen Inhaltes der Tritonenmilz wurden, abgesehen von den dem reticulären Milzgewebe angehörigen Zellen, auf die ich später noch eingehend zurückkomme, an den zelligen Elementen des Blutes und an dem in der Milz enthaltenen Bildungsmateriale derselben folgende Verhältnisse unter der Einwirkung von Platinchlorid constatirt.

Das Hämoglobin war aus den meisten rothen Blutkörperchen ausgelaugt, in vereinzelten war es erhalten; ich bin auf die Untersuchung der Frage, welche Zellen das Hämoglobin zurückhalten und welche es abgeben, nicht weiter eingegangen. Aber auch unter den hämoglobinfreien Zellen können die (veränderten) rothen Blutkörperchen in der Regel an der Zellform, an der scharfen Abgrenzung des Zellleibes und an dem homogenen und infolge der Auslaugung farblosen Aussehen des letzteren sicher erkannt werden. Der Kern dieser Zellen erschien an ungefärbten Präparaten stark glänzend von homogener Beschaffenheit. An mit Safranin in der angegebenen Weise gefärbten Präparaten war der Kern tief dunkel roth, meist gleichmässig gefärbt, an einzelnen Kernen konnten Andeutungen einer gerüst- oder netzförmigen Anordnung des Chromatin (Nuclein) erkannt werden.

Da nun das Platinchlorid das Hämoglobin in den Zellen nicht fixirt, so war eine auf den Hämoglobingehalt gegründete, für alle Fälle giltige Unterscheidung der hämoglobinhaltigen von den in Betracht kommenden hämoglobinfreien Zellen des Blutzellenbildungsmateriales aus der Tritonenmilz nicht zu erzielen. Es stellte sich aber auch bei diesem Objekte heraus, dass das Platinchlorid, abgesehen von den ausgebildeten soeben geschilderten Erythrocyten, noch zwei Zellformen hervortreten lässt. Die eine Form ist charakterisirt durch einen runden oder leicht ovalen Zellleib mit relativ grossem Kern, der an gut mit Safranin gefärbten Präparaten in vereinzelten Fällen homogen erscheint, meistens jedoch ein distinkt und dunkel roth gefärbtes chroma-

tisches Netzwerk erkennen lässt. Das Zellprotoplasma ist in der Regel auf einen schmalen homogenen oder schwach granulirten, nach aussen gut begrenzten Saum um den Kern herum beschränkt. An derartigen Zellen sind namentlich bei frisch im Frühjahre eingefangenen Tritonen (Trit. crist. und taeniatus) alle Stadien mitotischer Kerntheilung zu constatiren. Einzelne Phasen derselben, namentlich der Mutterknäuel, der Monaster und das Stadium des Dispirems erscheinen durch Verbackung der Kernfäden oft schlecht, aber doch immerhin gut kenntlich fixirt, während andere Stadien, namentlich jenes des Doppelsternes, in der Regel scharf fixirt erscheinen. Wo immer aber die einzelnen chromatischen Schleifen der mitotischen Figur deutlich erkannt werden können, erscheinen sie als verhältnissmässig dicke, plumpe und gleichmässig dunkelrothe Gebilde. Die achromatische Figur konnte ich bei der verwendeten Methode nicht auffinden. Das Zellprotoplasma wird während der mitotischen Theilung durch Volumzunahme in der Regel deutlicher kenntlich, und die Granulirung desselben tritt dann meistens scharf hervor. Diese Zellform glaube ich auf Grund der bis jetzt von mir ermittelten Beobachtungen in Uebereinstimmung mit meinen früheren Untersuchungen als Erythroblasten oder im Allgemeinen als das zur Neubildung rother Blutkörperchen in inniger Beziehung stehende Zellenmaterial ansprechen zu können.

Die zweite Zellform zeigt jene eigenartigen Veränderungen des Kernes, die oben bereits für die Leukocyten des Krebsblutes beschrieben wurden, diese Zellform glaube ich daher mit gutem Grunde als Leukoblasten oder im Allgemeinen als das zur Neubildung weisser Blutkörperchen in inniger Beziehung stehende Zellenmaterial ansprechen zu können. Es sei gleich an dieser Stelle bemerkt, dass die Kerne der auch im Blute der Tritonmilz enthaltenen mehrkernigen (polymorphen) Leukocyten durch das Platinchlorid nicht in der gleichen Weise beeinflusst werden, wie die Leukoblasten und die einkernigen kleinen und grossen Leukocyten des gleichen Thieres; die Kernstruktur in den einzelnen Kernfragmenten bleibt in der Regel gut sichtbar, desgleichen sind die einzelnen Kernabschnitte mit Safranin distinkt färbbar. Ich komme auf dieses Verhalten später nochmals zurück.

Bei längerer Einwirkung des Platinchlorids von der genannten Concentration, oder bei kurzer Einwirkung stärker con-

centrirter Lösungen (0,5—1,0 %) des gleichen Platinsalzes auf die leukocytären Elemente des Krebsblutes, sowie auf die leukocytären und leukoblastären Elemente der Tritonmilz treten nicht in allen, aber doch in ziemlich zahlreichen Kernen eigenartige Fadenstrukturen auf, die bei oberflächlicher Betrachtung einige Aehnlichkeit mit der netzförmigen Struktur des Chromatin (Nuclein) in den Kernen der erythroblastären Elemente bieten[1]. Vor einer Verwechslung kann man sich jedoch leicht durch Beachtung folgender Verhältnisse schützen: Die genannten Fadenstrukturen sind stets durch einen eigenartigen geradlinigen Verlauf ausgezeichnet, die einzelnen Fäden sind meistens lang und auch im gefärbten Zustande deutlich doppelt conturirt, sie sind mit Safranin nur schlecht färbbar und geben den Farbstoff leicht an Alcohol ab, eine auf mitotische Theilung hinweisende Anordnung der Fadenstrukturen konnte nicht constatirt werden. Schon gelegentlich der Vornahme der verschiedenen mikrochemischen Reaktionen an den Krebsblutzellen[2] habe ich das Erscheinen derartiger fädiger Bildungen im Kern constatiren können. Da ich sie damals unter Verhältnissen auftreten sah, wo ein mehr oder weniger vollständiges Verschwinden des Nucleolin (Pyrenin) constatirt werden konnte, so sprach ich dieselben damals mit Wahrscheinlichkeit als Lininfäden an. Auf die nähere Untersuchung dieser Vermuthung bin ich auch diesmal nicht eingegangen. Die Verwechslung dieser durch Platinchlorid in der genannten Weise veränderten leukoblastären mit den gut fixirten erythroblastären und erythrocytären Elementen dürfte auf Grund des soeben Erörterten leicht vermieden werden können. An den in der Kaninchenlymphe enthaltenen Zellen konnten übrigens die eben geschilderten Fadenbildungen in den leukoblastären Zellen, wahrscheinlich wegen der Kleinheit derselben nur sehr undeutlich (Fig. 2 d), vielfach gar nicht constatirt werden.

Auf Grund der eben gemachten Befunde halte ich mich zu der Annahme berechtigt, dass das Platinchlorid ein gutes Reagens zur speciellen Differenzirung der leukoblastären von den erythro-

1) Ich habe aus diesem Grunde und auch deshalb, weil stärkere Platinchloridlösungen nur langsam in das Gewebe einzudringen scheinen, zu den folgenden Untersuchungen hauptsächlich nur Concentrationen von 0,1—0,3 % angewendet.

2) Ziegler's Beiträge etc. X, S. 253 f.

blastären Elementen infolge der differenten Beeinflussung der wahrscheinlich chemisch differenten Kernsubstanzen der beiden Zellenarten darstellt. Da nämlich im Krebsblute, wo der Hauptsache nach nur einkernige Leukocyten vorhanden sind, auch alle diese Zellformen durch das Platinchlorid in der beschriebenen Weise beeinflusst werden, da ferner bei jenen Thieren, wo bereits ein doppeltes Blutzellenmaterial (für rothe und weisse Blutkörperchen) in den hämatopoetischen Organen vorhanden ist, nur ein Theil desselben und zwar jener Theil, der seinem Baue und seiner Beschaffenheit nach mit den Krebsleukocyten übereinstimmt, durch das Platinchlorid in der genannten Weise verändert, ein anderer Theil aber, der mit den von mir und auch von anderen Autoren beschriebenen Erythroblasten gut übereinstimmt, nicht verändert, vielmehr in normaler Weise fixirt wird, so halte ich die obige Annahme für hinlänglich begründet. Das Platinchlorid dürfte mithin unter jene Reagentien einzureihen sein, welche das Chromatin (Nuclein) gut fixiren und seine Färbbarkeit nicht alteriren, während sie das Nucleolin (Pyrenin) wesentlich verändern und seine Färbbarkeit hochgradig beeinflussen. In wie fern dieses Verhalten auch zur Differenzirung anderer Zellenarten Verwendung finden kann, müssen erst weitere Beobachtungen ergeben.

Die vorausgehenden Untersuchungen ermuthigten zu dem Versuche, auf Grund einer Art von differenzirender Härtung mit Platinchlorid eine Unterscheidung der beiden Zellenarten innerhalb der Blutzellen bildenden Organe der höheren Thiere und auf diese Weise eine Nachprüfung der von mir bereits früher ermittelten Angaben über diese beiden Zellenarten vorzunehmen, sowie neues Material über ihre Anordnung innerhalb dieser Organe zu gewinnen.

Zu diesem Behufe wurde folgende Methode ausgearbeitet. Kleine (ca. 3—5 mm Seitenlänge) Stückchen der zu untersuchenden Organe werden 12—24 Stunden in 0,1—0,3% Platinchloridlösung belassen. Ich ziehe im Allgemeinen die schwächere Lösung vor, mit der man für die weichen Organe (Knochenmark, embryonale Leber) vollständig das Auslangen findet, nur für die consisententeren Gewebe (Lymphdrüsen, Milz) habe ich mehrfach auch die stärkere Lösung herangezogen, obzwar auch hier 0,1% Platinchlorid gute Resultate liefert. Ein längeres Verweilen in der Lösung

schadet nicht, ist aber nicht nöthig. Nach der Fixirung in Platinchlorid wird das Präparat durch 24 Stunden in fliessendem Wasser gut ausgewaschen, hierauf in Alcohol von steigender Concentration schliesslich in absolutem Alcohol gehärtet und in der gebräuchlichen Weise in Paraffin eingebettet. Die Schnitte werden durch 2—4 Minuten in einer alcoholischen Safraninlösung (nach Flemming's Vorschrift) gefärbt und in Alcohol gut abgespült, bis keine sichtbaren Farbstoffwolken mehr vom Präparat abtreten. Saurer Alcohol muss vermieden werden, da in diesem vollständige Entfärbung binnen kürzester Zeit erfolgt.

Schon in diesem Zustande können zwei Zellenarten unterschieden werden; die eine zeigt dunkelroth distinkt, die andere blassrosa diffus gefärbte Kerne; mit Bezug auf das früher Erörterte kann wohl die erstere Zellenart als Erythroblasten, die letztere als Leukoblasten angesprochen werden. Bei dem Versuche, den Unterschied der beiden Zellenarten durch eine Nachfärbung der Leukoblasten markanter zu machen, stellte sich heraus, dass diese Zellen durch die Behandlung mit Platinchlorid überhaupt die Fähigkeit, sich mit einer der bekannteren kernfärbenden Substanzen distinkt zu färben, verloren haben; eine scharfe Doppelfärbung wollte auf diesem Wege nicht gelingen.

Dagegen gelingt es durch Nachbehandlung der mit Safranin gefärbten und in Alcohol gut abgespülten Schnitte mit Jodpicrinalcohol scharfe und, wie ich glaube, überzeugende Bilder zu erhalten. Der Jodpicrinalcohol wird in folgender Weise hergestellt: Eine 1% alcoholische Picrinsäurelösung sowie die gewöhnliche officinelle Jodtinctur werden in Vorrath gehalten, das Gemenge beider, der Jodpicrinalcohol, wird jedoch jeweilig frisch bereitet. Zu diesem Behufe werden zu 3—5 ccm der alcoholischen Picrinsäurelösung, d. i. etwa die Menge eines Uhrschälchens, 1—2 Tropfen Jodtinctur zugesetzt, so dass eine schwach bräunlichgelbe Flüssigkeit beim Umrühren entsteht. Hierin bleibt jeder einzelne Schnitt 10—15—20 Sekunden, worauf derselbe gut in Alcohol abgespült, in Nelkenöl aufgehellt und in Lack montirt wird.

Das Wesentliche dieser Nachbehandlung mit Jodpicrinalcohol liegt darin, dass bei richtiger Anwendung derselben das adenoide Stützgewebe von Lymphdrüsen, Milz und Knochenmark mit Einschluss zahlreicher fixer Zellen desselben (Bindegewebs- und Endothelzellen), sowie die Leukoblasten und das etwa noch vorhandene

Hämoglobin in den Zellen[1]) gelb gefärbt sind, während die Kerne der Erythroblasten sowie einiger fixer Zellen in der ursprünglichen Safraninfärbung leuchtend roth erscheinen. Durch die gegensätzliche Färbung und durch die im Weiteren noch genauer zu erörternde differente Beschaffenheit der einzelnen Zellenarten treten die Unterscheidungsmerkmale derselben deutlich hervor. Auch für die Untersuchung der embryonalen Organe nach dieser Methode ergaben sich gut ausgeprägte analoge Differenzirungen. Lässt man die Schnitte zu lange in Jodpicrinalcohol, so tritt zunächst eine eigenthümliche braunrothe Färbung aller jener Elemente ein, welche das Safranin auch dem Jodpicrinalcohol gegenüber lange zurückzuhalten vermögen, schliesslich nehmen aber auch diese Elemente eine scharfe Gelbfärbung an, womit natürlich jede Differenzirung der einzelnen zelligen Elemente hinfällig geworden ist. Der gleiche Effekt tritt auch bei Hinzufügen einer zu grossen Jodmenge zum Picrinalcohol ein, selbst wenn die Präparate nur während der früher genannten kurzen Zeit der Einwirkung des Gemenges ausgesetzt bleiben. Uebung und Erfahrung lehren hier bald das richtige Maass treffen; im Vorausgehenden konnten nur die allgemeinen Grundzüge der angewandten Methode angeführt werden.

Ausser dem Safranin wurden noch eine Anzahl von kernfärbenden Substanzen mit nachträglicher Behandlung von Jodpicrinalcohol angewendet, die Resultate waren nicht so befriedigend, weil, wie es scheint, nur das Safranin aus den früher genannten Elementen unter Vermittlung des Jodpicrinalcohol vollständig entfernt wird, worauf reine Gelbfärbung eintritt, während bei Anwendung von Gentianaviolett, Methylenblau, Hämatoxylin etc. durch den Jodpicrinalcohol nicht sämmtlicher Farbstoff aus den Leukoblasten und den früher genannten Zellen extrahirt wurde, wodurch Mischfärbungen resultirten, welche die scharfe Unterscheidung der einzelnen Zellenarten wesentlich erschwerten.

Mit der im Vorausgehenden beschriebenen Methode wurden untersucht Lymphdrüsen, Milz und Knochenmark von alten, gut genährten Kaninchen, Katzen und Mäusen, die Peyer'schen Plaques und Sollitärfollikel im Coecum und Dünndarm ausgewachsener und heranwachsender Kaninchen und Katzen, Knochenmark und

1) Auch Bizzozero verwendet eine alcoholische Pikrinsäurelösung zum Nachweis des Hämoglobin in den Zellen.

Milz von ausgewachsenen gut genährten Tauben, die Milz von frisch gefangenen Tritonen, sowie die Leber von Mäuse- und Kaninchenembryonen in verschiedenen Entwicklungsstadien.

Die Fixirung der genannten Objekte mit Platinchlorid gewährt der Anwendung des Sublimates und der Flemming'schen Säuregemische gegenüber den grossen Vortheil, dass das adenoide Gewebe, die Trabecularsubstanz der genannten Organe, mit grosser Prägnanz hervortritt; das Verhältniss der hämatopoetischen Zellen dieser Organe zu dem bindegewebigen Stützgewebe, sowie zu den fixen zelligen Elementen derselben tritt bei keiner andern der von mir in Anwendung gezogenen Conservirungsmethoden (Sublimat, starke und schwache Flemming'sche Flüssigkeit) mit solcher Schärfe zu Tage wie beim Platinchlorid. Ueber die grosse Menge und die eigenartige Anordnung der in den genannten Organen vorhandenen fixen Gewebselemente (im Gegensatze zu den eigentlichen lymphoiden Elementen) gewähren thatsächlich nur derartige Präparate eine klare Vorstellung. Von den Arbeiten jüngeren Datums haben jene von Baumgarten[1]) und Ribbert[2]) sich am eingehendsten mit diesen Gewebselementen beschäftigt. Wenn nun auch die soeben beschriebene Methode der Härtung und Färbung keine unbedingt geltenden Unterscheidungsmerkmale der verschiedenen Zellenarten innerhalb der Blutzellen bildenden Organe bietet, so gewährt sie doch hinlängliche Anhaltspunkte, um diese Zellenarten bei eingehendem Studium besser auseinanderhalten zu können, als dies bisher thunlich war.

II. Die einzelnen Zellenformen innerhalb der Blutzellen bildenden Organe.

A) Fixe Zellen.

Würden in den Blutzellen bildenden Organen ausschliesslich Leukoblasten und Erythroblasten enthalten sein, oder wären innerhalb dieser Organe die Erythroblasten die einzigen chromatin-(nuclein)haltigen Zellen, die sich durch Mitose vermehren und bei der angewandten Färbungsmethode roth färben, die Leukoblasten aber die einzigen nucleolin(pyrenin)haltigen Elemente, die sich amitotisch theilen und gleichzeitig gelb färben, so wäre die

1) Zeitschrift für klin. Medizin Bd. IX u. X.

2) Ziegler's Beiträge etc. 1889, Bd. VI, S. 187 f.

Unterscheidung der verschiedenen zelligen Bestandtheile innerhalb der Blutzellen bildenden Organe auf Grund der angeführten Methode eine sehr einfache und leichte. Dem ist aber nicht so. Wie bereits erwähnt wurde, sind innerhalb der genannten Organe Bindegewebszellen und Zellen von endothelialem oder epithelialem Charakter in grosser Menge vorhanden, was bereits von Ribbert scharf hervorgehoben wurde. Diese können entweder roth oder gelb gefärbt erscheinen, worauf ich später noch genauer zurückzukommen haben werde, und diese Zellen sind es auch, welche bei der Unterscheidung von Erythroblasten und Leukoblasten eine besondere Beachtung finden müssen.

Ob es nun geboten ist, eine durchgreifende Trennung zwischen den bindegewebigen und den epi- oder endothelialen Elementen des adenoiden Gewebes vorzunehmen, wie dies Ribbert für die Lymphdrüsen gethan hat, möchte ich mit Sicherheit nicht entscheiden. Ich habe aus meinen Präparaten den Eindruck empfangen, als ob eine scharfe Trennung in jedem einzelnen Falle nicht durchführbar wäre, und ich werde mich daher begnügen, von den fixen zelligen Elementen des adenoiden Gewebes in Lymphdrüsen, Milz und Knochenmark überhaupt zu reden, unter welcher Bezeichnung dann die beiden genannten zelligen Elemente zusammengefasst erscheinen. Allerdings hat Ribbert die endothelialen Zellen in den Lymphdrüsen nicht als ein fixes Gewebselement angesprochen, weil er in Uebereinstimmung mit Baumgarten die Anschauung vertritt, dass aus ihnen durch mitotische Theilung die innerhalb der Lymphdrüsen gebildeten Leukocyten hervorgehen, eine Annahme, die in veränderter Form auch für die andern Blutzellen bildenden Organe von verschiedenen Seiten gemacht wird [Geelmuyden[1]), Howell[2]), Lovell Gulland[3])]. Ich konnte aber auch diesmal, ebenso wie bei meinen frühern Untersuchungen, keinerlei Anhaltspunkt für eine solche Annahme finden; auch Denys[4]), van der Stricht[5]), und bis zu einem

1) Virchow's Archiv Bd. 105, S. 136 ff.

2) Journal of Morphol. Boston 1890, Vol. IV, pag. 57 s.

3) Laboratory Reports issued by the Roy. College of Physicians. Edinburgh 1891, Vol. III, pag. 106 f.

4) La Cellule. 1887. T. IV, pag. 203 ss.

5) Le développement du sang dans la foie embryonnaire. Liége 1891, pag. 41.

gewissen Grade auch Flemming[1]), haben sich gegen eine solche Umwandlung der fixen Gewebselemente in lymphoide Zellen ausgesprochen.

Würde eine solche Entstehung der leukoblastären Elemente aus fixen Zellen angenommen werden, so müsste auf Grund meiner Befunde die weitere Annahme gemacht werden, dass das Kernchromatin(-nuclein) der fixen Zellen eine Umwandlung zu Nucleolin (Pyrenin) durchmacht, wofür ich aber keinerlei Anhaltspunkte auffinden konnte, wie ja überhaupt der Uebergang des einen Körpers in den andern bisher noch für keinen Fall wahrscheinlich gemacht, viel weniger noch bewiesen wurde[2]). Zwischen den fixen Zellen aber einerseits und den erythroblastären Elementen anderseits bestehen, wie sich aus dem Folgenden ergeben wird, doch immerhin so hervorstechende Unterschiede, dass ich die Annahme einer Entstehung der letzteren aus den ersteren als sehr unwahrscheinlich bezeichnen muss. Es hat übrigens bereits Flemming[3]) darauf hingewiesen, dass die von Baumgarten-Ribbert angenommene Umwandlung fixer in lymphoide Zellen weder direkt bewiesen, noch direkt widerlegt werden kann.

Welches sind nun die Charaktere dieser fixen Gewebszellen innerhalb der Blutzellen bildenden Organe in den nach der angegebenen Methode behandelten Präparaten? Ich bemerke im Vorhinein, dass in den folgenden Figuren (Tafel XXXII—XXXIV) die Kerne der Erythroblasten roth, jene der Leukoblasten gelb, und die der fixen Gewebselemente schwarz gezeichnet sind; dadurch soll eine grössere Uebersichtlichkeit der Zeichnungen erzielt werden. In den Präparaten erscheinen allerdings die ruhenden Kerne der fixen Zellen meistens gelb, ab und zu auch schwach röthlich, in den zugehörigen mitotischen Figuren meistens roth gefärbt, gelb gefärbte Mitosen fixer Zellen sind jedoch gelegentlich gleichfalls zu finden. Wenn man sich aber erst einmal mit den Charakteren der fixen Zellen in den Präparaten vertraut gemacht hat, so wird es immer möglich sein, dieselben auch bei vorhandener gelber oder rother Färbung ihrer Kerne zu erkennen.

Sie sind vor allem durch die Grösse ihres Kernes, auch im ruhenden Zustande, gegenüber den Kernen der leuko- und ery-

1) Archiv für mikroskop. Anat. Bd. XXXVII, S. 271 f.

2) Vgl. Ziegler's Beiträge etc. Bd. X, S. 264 f.

3) a. a. O. S. 273.

throblastären Elemente ausgezeichnet (Fig. 3—33), die Kerne selbst zeigen im ruhenden Zustande meistens ein sehr zartes und chromatin(nuclein)armes Gerüst- oder Netzwerk, in dem vielfach ein oder mehrere kernkörperchenartige Gebilde sichtbar sind; an den grössern derartigen Zellen, namentlich an den entsprechenden Elementen aus der Tritonenmilz, sind oft mehr oder minder tiefe Einkerbungen und Einbuchtungen der Kernperipherie sichtbar (Fig. 14, 18, 20, 23, 25), die den Eindruck hervorrufen, als ob man eingebuchtete und mehrkernige Leukocyten, oder in amitotischer Theilung begriffene Kerne vor sich hätte. Beides ist jedoch nicht der Fall. Gerade die mehrkernigen Leukocyten erscheinen, wie bereits erwähnt wurde, bei der angewandten Untersuchungsmethode in der Regel roth gefärbt, während die beschriebene Art der fixen Zellen in der Regel gelb gefärbt ist; auf diese Färbungsdifferenzen komme ich noch eingehender zurück. Dass man es aber bei derartigen Einbuchtungen nicht mit einer Amitose zu thun hat, zeigt der Umstand, dass man an derartigen gelappten Kernen ab und zu ein deutliches Chromatin-(Nuclein)gerüst (Fig 14, 25) und, wie auch schon Flemming[1]) angegeben hat, die Zeichen echter mitotischer Theilung nachweisen kann[2]). In den Kernen jener (leukoblastären) Zellen, welche innerhalb der Blutzellen bildenden Organe auf Grund meiner Untersuchungen Amitose zeigen, sind bei Anwendung von Platinchlorid netz- oder gerüstartige Bildungen überhaupt nicht nachweisbar, sie erscheinen vielmehr gleichmässig diffus gelb gefärbt und lassen allenfalls noch als Reste der Kernstruktur ein oder mehrere etwas intensiver gefärbte gelbe (Nucleolin-, Pyrenin-) Klümpchen im Kerne erkennen. Gerade darin liegt ja im Wesentlichen der grosse Vortheil bei der Anwendung des Platinchlorid als Fixirungsmittel für die genannten Organe. Für die Erkennung der fixen Elemente wird daher nicht blos die Grösse der Zelle, sondern auch die Beschaffenheit des Zellkernes verwerthet werden können. Die Leukoblasten zeigen in der Regel einen homogenen (gelb gefärbten) Kern, die fixen Zellen lassen ein meistens sehr zartes Gerüstwerk im Kern bei gelber oder blassröthlicher

1) a. a. O. S. 259, Tafel XIII, Fig. 5.

2) Aehnliche Bilder dürften wahrscheinlich Carnoy (La Cellule 1885, T. I, S. 359 f., Tafel I, Fig. 1—5, Fig. 8 b) zu der Annahme eines Ueberganges zwischen Amitose und Mitose veranlasst haben.

Färbung erkennen, die Erythroblastenkerne sind wesentlich kleiner als jene der fixen Zellen und dunkelroth gefärbt.

Die Neubildung der genannten fixen Zellen erfolgt ausschliesslich durch Mitose, die innerhalb aller untersuchten Organe, mit Ausnahme der Milz von Triton, in welcher bei reichlich vorhandener Mitose der Erythroblasten nur sehr spärliche indirekte Theilung der fixen Elemente gefunden wurde (Fig. 20), in sehr reichlichem Grade vor sich geht. Die Mitosen der fixen Zellen sind durchgehends, ganz abgesehen von ihrer Lage, im Gewebe schon durch ihre Grösse gegenüber den Mitosen der Erythroblasten kenntlich, demzufolge sind auch die Mitosen der fixen Zellen in ihren einzelnen Stadien weit besser fixirt, die Chromatin-(Nuclein)schleifen derselben weit besser unterscheidbar, als in den Mitosen der Erythroblasten.

Die früher bereits erwähnte Chromatinarmuth der ruhenden Kerne der fixen Zellen ist auch an den Mitosen derselben kenntlich, die einzelnen chromatischen Elemente der indirekten Theilungsfigur erscheinen dementsprechend schlanker und schmächtiger, als die gleichen Elemente bei den Erythroblastenmitosen (Fig. 3, 9, 10, 11, 12, 14, 15, 16, 29, 32, 33, 39, 43, 45). In der relativen Chromatin(Nuclein)armuth der Kerne der fixen Zellen dürfte wahrscheinlich auch die Ursache für die bald blassröthliche, bald rein gelbe Färbung derselben gelegen sein. Der Kern, das Kerngerüst und die Kernfigur werden wahrscheinlich in den Erythroblasten wie in den fixen Zellen durch das Platinchlorid in gleichem Sinne beeinflusst, beide werden, die einen wegen ihrer Grösse besser, die andern wegen ihrer Kleinheit undeutlicher durch das Platinchlorid fixirt. Untersucht man die Präparate nach der Safraninfärbung, ohne dass die Doppelfärbung durch Jodpicrinalcohol vorgenommen wurde, so zeigen auch die Kerne der fixen Zellen, die man bei einiger Uebung auch an derartigen Präparaten erkennen lernt, gegenüber den diffus roth gefärbten leukoblastären Elementen ein deutlich, aber blassroth gefärbtes chromatisches Netzwerk und distinkt roth gefärbte Mitosen. Durch den Jodpicrinalcohol wird dann das Safranin aus den durch $PtCl_4$ veränderten leukoblastären Elementen stets vollständig, aus den nicht veränderten fixen Zellen, wahrscheinlich wegen der Zartheit ihrer Kernfäden und der relativen Chromatin(Nuclein)armuth derselben, doch ab und zu vollständig entfernt;

je kürzer die Einwirkung des Jodpicrinalcohol gewährt hat, je geringer der Jodzusatz zur alcoholischen Picrinsäurelösung war, desto unvollständiger geht die Entfernung des Safranin aus den Kernen der fixen Zellen vor sich, und umgekehrt. Doch ist auf das Bestehenbleiben der Safraninfärbung und auf das Eintreten der Gelbfärbung nach der Behandlung mit Jodpicrinalcohol gewiss auch die jeweilige Beschaffenheit des Kerngerüstes von Einfluss, derart, dass ruhende Kerne fixer Zellen weit leichter als in der Mitose begriffene vom Safranin befreit werden. Je nach der Dauer der Jodpicrinalcoholeinwirkung können daher einzelne fixe Zellen, sowohl ruhende als in Theilung begriffene, roth, andere gelb gefärbt erscheinen. Die Kerne der Erythroblasten werden durch Jodpicrinalkohol wahrscheinlich wegen der grössern Dicke der einzelnen „chromatischen" Elemente und wegen des (relativ) grösseren Chromatin(Nuclein)gehaltes derselben weit langsamer entfärbt als die Kerne der fixen Zellen.

Was nun die Beschaffenheit des Protoplasmaleibes der fixen Zellen anbelangt, so ist hierüber folgendes zu erwähnen. Die auf Grund der vorausgehend geschilderten Charaktere als die Kerne fixer Zellen erkannten Gebilde sind vielfach von einem deutlichen, sehr fein granulirten Zellleib umschlossen (Fig. 4, 5, 9, 13, 14, 16, 23, 26, 27, 30, 31, 33), der in zahlreichen Fällen zackige, fortsatzartige Contouren, in andern Fällen aber einen glatten runden fortsatzlosen Contour aufweist. Ich kann mich daher der von verschiedener Seite aufgestellten Unterscheidung zwischen den fixen Zellen und den freien (lymphoiden) Zellen der Blutzellen bildenden Organe nicht anschliessen, wonach die fixen Zellen ausschlieslich verästelte Elemente des Reticulärgewebes, die freien Zellen aber runde oder länglich runde Gebilbe ohne Ausläufer darstellen. Auf Grund meiner Beobachtungen können auch fixe Zellen diese letzgenannten Charaktere besitzen, wovon man sich namentlich leicht an den fixen Zellen des Hilusstroma[1]) und auch der grossen Lymphsinus im Allgemeinen überzeugen kann. Hält man sich ausschliesslich an diese Charaktere, so scheint mir eine Verwechslung fixer Zellen und der in ihnen vorkommenden Mitosen mit den eigentlichen Lymphoidzellen innerhalb der Blutzellen bildenden Organe unvermeidlich, zumal wenn man Untersuchungsmethoden verwendet,

1) vgl. His, Zeitschrift für wiss. Zoologie Bd. XI, 1862, S. 65 f.

welche die Differenzen der einzelnen Zellenarten und ihre gegenseitige Beziehung zu einander innerhalb der genannten Organe nicht scharf genug hervortreten lassen. Die Vergleichung von Präparaten, die in Flemming'scher Flüssigkeit oder in Sublimat gehärtet und dann in der üblichen Weise gefärbt, mit solchen, die nach der hier beschriebenen Methode dargestellt wurden, zeigte mir, dass die Möglichkeit einer derartigen Verwechslung sehr naheliegend ist.

Bei zahlreichen Kernen fixer Elemente ist aber ein distinkter Protoplasmaleib nicht zu erkennen, es liegen scheinbar nackte Kerne vor (Fig. 6, 7, 8, 15, 17, 26, 27, 29, 32, 41), die dem Reticulärgewebe mehr oder minder anliegen, und von welchen vielfach mehrere zarte Trabecularstränge abzustrahlen scheinen (Fig. 13). Derartige Bilder mögen es wohl insbesondere gewesen sein, welche zur Aufstellung der fixen verästelten Zellen innerhalb des Reticulärgewebes und zur Absonderung derselben von den mit einem deutlich sichtbaren Protoplasmaleib (mit oder ohne Fortsätzen) versehenen und als Endo- oder Epithelzellen bezeichneten Elementen Veranlassung gegeben haben. Ich möchte mich nun durchaus nicht im Principe gegen eine solche Sonderung der fixen Elemente des Reticulärgewebes in zwei Gruppen aussprechen, ich glaube nur, dass das vorliegende Material zu einer derartigen Trennung nicht ausreicht. Bereits His[1]) und v. Recklinghausen[2]), namentlich aber Bizzozero[3]) und Ranvier[4]) haben die grosse Verbreitung der Endothelzellen innerhalb der Lymphdrüsen erkannt. Gerade aus den Untersuchungen der beiden letztgenannten Autoren, namentlich jener von Bizzozero, ging hervor, dass auch die dem Reticulärgewebe dicht anliegenden scheinbar freien Kerne Endothelzellen angehören können, deren Protoplasmaleib sich innig dem Reticulärgewebe, dasselbe umspinnend, anlegt. Bizzozero[5]) hat dies Verhältniss dahin formulirt, „dass die zelligen Elemente des Sinusreticulum nicht innerhalb der Trabekeln in deren Masse eingebettet sind, sondern auf

1) Zeitschrift für wiss. Zoolog. Bd. X, 1860, S. 333 ff. Bd. XI, a. a. O. Bd. XIII, 1863.

2) Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben 1871, Bd. I, S. 214 ff.

3) Moleschott's Unters. zur Naturlehre 1876, Bd. XI, S. 300 f.

4) Technisches Lehrbuch der Histologie 1888, S. 637 f.

5) a. a. O. S. 301.

deren Oberfläche aufliegen, oder in den von den Trabekeln gebildeten Maschen schleierartig ausgespannt sind". Es kann also auf Grund dieser Angaben von Bizzozero, die ich vollständig zu bestätigen in der Lage bin, die eigenartige Form der freien Kerne und sogenannten verästelten Bindegewebszellen dadurch bedingt sein, dass in Folge der Lagerung des Zellenleibes oder in Folge der Schnittrichtung das Zellprotoplasma unsichtbar ist, oder entsprechend dem Trabekulargewebe eine verästelte Form angenommen hat, dass mithin trotz der scheinbar für die verästelten Bindegewebszellen charakteristischen Form eine Endothelzelle vorliegt. Damit will ich durchaus nicht in Abrede stellen, dass dem Trabekulargewebe innerhalb der Blutzellen bildenden Organe echte Bindegewebszellen zukommen, ich meine nur, dass unter den gegebenen Umständen nicht in jedem einzelnen Falle die Unterscheidung, ob eine Bindegewebszelle oder eine Endothelzelle vorliegt, durchführbar ist, weshalb ich mich auf die Bezeichnung einer fixen Zelle im Allgemeinen gegenüber den eigentlichen hämatopoëtischen oder lymphoiden Zellen der genannten Organe beschränke.

Was nun die Verbreitung und Lagerung dieser fixen Zellen innerhalb der Blutzellen bildenden Organe, namentlich innerhalb der Lymphdrüsen anbelangt, so hat bereits His die Gegenwart von Epithelzellen innerhalb der Lymphsinus und Lymphbahnen der Rindensubstanz und des Hilusstroma nachweisen können; ob solche Zellen auch auf dem Reticulum der Marksubstanz vorhanden sind, konnte von His[1] nicht entschieden werden. Auch v. Recklinghausen lässt diese Frage unentschieden, während Bizzozero und Ranvier sich mit Sicherheit von der Gegenwart von Endothelzellen auch an der Oberfläche der Follicularstränge, sowie auf dem Reticulargewebe innerhalb der Follicularstränge überzeugen konnten.

Bizzozero hat bereits, wie aus der oben mitgetheilten Bemerkung hervorgeht, die sich jedoch nur auf das Reticulum der Lymphdrüsensinus bezieht, zwischen Endothelzellen unterschieden, die auf der Oberfläche des reticulären Gewebes gelegen sind, und solchen, welche in den von den Trabekeln gebildeten Maschen schleierartig ausgespannt sind. An dem Follikulargewebe scheinen sowohl Bizzozero als auch Ranvier

1) Zeitschrift für wiss. Zool. Bd. XIII, 1863, S. 469.

nur die auf der Oberfläche des reticulären Gewebes gelegenen Endothelzellen gesehen zu haben.

Auf Grund meiner Untersuchungen muss ich betonen, dass auch innerhalb des eigentlichen Drüsenparenchyms der Lymphdrüsen (Follikel und Follikularstränge) zwischen dem reticulären Gewebe desselben fixe Zellen (Endothelzellen) „schleierartig“ ausgespannt sind (Fig. 4, 8, 12, 14, 18, 26, 27, 30, 31). Ich habe den Eindruck empfangen, dass die „lymphatische Endothelmembran“ (Ranvier) nicht nur eine Abgrenzung gegen die das Parenchym umgebenden Lymphsinus und Lymphbahnen bildet, sondern dass sich dieselbe auch innerhalb der Follikel und Follikularstränge selbst vorfindet und hier zur Auskleidung kleinster durch das Reticulärgewebe selbst gebildeter Spalten und sinusartiger Räume beiträgt, die vielleicht in ihrer Gesammtheit die Wurzeln der aus den Lymphdrüsen abführenden Lymphgefässe darstellen.

Ohne nun im Einzelnen auf eine detaillirtere Ausführung dieses Verhältnisses jetzt schon eingehen zu können, glaube ich doch betonen zu sollen, dass der Nachweis grosser Mengen fixer zwischen dem reticulären Gewebe gelegener (Endothel-)Zellen innerhalb der Follikel und Follikularstränge doch wohl auf die Annahme einer nahen Beziehung dieses Gewebes zu den abführenden grösseren Lymphgefässen hinweist, durch welche ja die innerhalb der Lymphdrüsen neugebildeten zelligen Elemente dem allgemeinen Lymph- und Blutstrome zugeführt werden. Auf Grund dieser soeben erwähnten Annahme könnte dann auch das eigentliche Lymphdrüsenparenchym als eine Fortsetzung oder vielleicht geradezu als eine Auflösung der grösseren zuführenden Lymphgefässe in ein weitverzweigtes und complicirtes Spaltsystem kleinster Lymphcapillaren und sinusartiger Lymphräume angesehen werden. Ich komme später bei Besprechung der eigentlichen hämatopoetischen Zellen dieser Organe nochmals auf diesen Punkt zurück.

Bezüglich der fixen (Endothel-)Zellen in dem reticulären Gewebe der Solitärfollikel und der Peyer'schen Plaques im Darme fand ich eine ganz analoge Anordnung und Vertheilung wie in den Lymphdrüsen selbst (Fig. 9, 29, 46). Auch hier konnte eine reichliche Anwesenheit derartiger Zellen bis in die kleinsten Spalträume des adenoiden Gewebes hinein constatirt werden, so

dass wahrscheinlich hier die gleichen Verhältnisse wie in den Lymphdrüsen herrschen dürften.

Innerhalb Milz und Knochenmark, namentlich aber innerhalb der Milz, treten die Beziehungen der fixen (Endothel-)Zellen zu dem reticulären Gewebe nicht so markant wie in den Lymphdrüsen hervor. Indessen vermochte ich doch auch in den beiden genannten Organen reichliche Mengen fixer (Endothel-)Zellen zwischen den Lymphoidzellen zu erkennen. Besonders an solchen Stellen, wo innerhalb Milz und Knochenmark die lymphoiden Zellen (Leukoblasten und Erythroblasten) in nicht zu dichter Anordnung vorhanden sind, konnten zwischen den Lymphoidzellen mehr oder minder zahlreiche fixe (Endothel-)Zellen gesehen werden, welche mit Bezug auf das Reticulärgewebe die gleiche Anordnung wie in den Lymphdrüsen erkennen liessen. Ich habe bei mehreren Kaninchen eine intravenöse Injection grösserer Mengen von 1 % Kochsalzlösung durch die Vena jugularis externa vorgenommen, in der Erwartung, dass möglicher Weise durch die raschere Blutdurchströmung auch eine energischere Ausspülung der lymphoiden Zellen aus den Blutzellen bildenden Organen erfolgen würde, wodurch die fixen (Endothel-)Zellen besser sichtbar werden müssten. Für Lymphdrüsen und Knochenmark hat sich die ausgesprochene Erwartung auch bestätigt, für die Milz trat jedoch ein eclatanter Erfolg nicht ein[1]). Es ist aber der erwähnte Kunstgriff auch gar nicht erforderlich, da auch an den genannten Organen selbst unter vollständig normalen Verhältnissen immerhin genug Stellen aufgefunden werden können, an denen in Folge dünn gesäeter Lymphoidzellen die fixen (Endothel-)Zellen und ihr Verhältniss zum reticulären Gewebe mit hinlänglicher Deutlichkeit hervortreten.

Wenn nun aber auch wahrscheinlich in Milz und Knochenmark eine analoge Endothelauskleidung des die lymphoiden Zellen enthaltenden reticulären Gewebes vorhanden ist, so besteht doch gerade für die beiden Organe gegenüber den Lymphdrüsen insofern eine Differenz, als das eigentliche Milzgewebe (Pulpa-

1) Auch in der von Koeppe (Archiv für Physiol. 1890, Suppl. S. 174 f.) durchgeführten Untersuchung tritt das Reticulärgewebe mit seinen massenhaften fixen Zellen sehr deutlich nach Unterbindung der Lymphgefässe von Lymphdrüsen hervor, wodurch die lymphoiden Zellen im Organe zum Schwunde gebracht werden.

stränge und Malpighi'sche Körperchen) sowie das eigentliche Knochenmarksgewebe, soweit es als Bildungsstätte lymphoider Zellen in Betracht kommt, mit der Ausbreitung des Blutgefässsystems und nicht, wie bei den Lymphdrüsen, mit der Ausbreitung des Lymphgefässsystems in näherer Beziehung steht, was übrigens für Milz und Knochenmark schon vielfach ausgesprochen wurde, seitdem ihre hämatopoetische Funktion bekannt ist. Es wird eben das in den Lymphdrüsen gebildete lymphoide Zellenmaterial dem allgemeinen Blutstrome durch die Lymphe, das in Milz und Knochenmark gebildete Zellenmaterial seiner Hauptmasse nach durch das aus den Venen dieser Organe abfliessende Blut zugeführt[1]). Als eine allen drei untersuchten Blutzellen bildenden Organen gemeinschaftliche Eigenschaft ist aber, wie ich glaube, hervorzuheben, dass fixe (Endothel-)Zellen bis zwischen die feinsten Ausläufer des reticulären Gewebes verfolgt werden können, wodurch die Annahme feinster mit Endothel ausgekleideter Spalträume oder mehr sinusartiger Gänge für alle drei Organe nahe gelegt wird, die in den Lymphdrüsen wahrscheinlich zu den Lymphgefässen, in Knochenmark und Milz wahrscheinlich zu den (venösen) Bluträumen in nähere Beziehung treten. Die Lagerung der Lymphoid- oder hämatopoetischen Zellen dieser Organe innerhalb der genannten Spalträume und Gänge soll im nächsten Abschnitt im Zusammenhange erörtert werden.

Bezüglich der Neubildung der fixen (Endothel-)Zellen in den verschiedenen Abschnitten der hämatopoetischen Organe habe ich noch zu bemerken, dass in allen untersuchten Organen mit Ausnahme der Tritonenmilz sehr reichliche Mitosen derselben gefunden wurden. In den Lymphdrüsen sind sie sowohl in den Follikeln, wo sie namentlich in den Flemming'schen Keimzentren sehr gut gesehen werden, als auch in den Follikularsträngen in wechselnden, meistens aber in beträchtlichen Mengen vorhanden, aber auch innerhalb des Hilusstroma können indirekte Theilungen derselben in grosser Zahl constatirt werden. Ich habe eine mesenteriale Lymphdrüse eines normalen Kaninchens untersucht, bei welcher eine enorme Neubildung der fixen Zellen

1) Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien. Math.-naturw. Klasse 1887, III. Abth., Bd. 95.

im Hilusstroma vorhanden war, während eine solche bei anderen Thieren am gleichen Orte fehlte oder nur in mässigem Grade nachweisbar war. Bestimmte allgemein giltige Angaben lassen sich überhaupt, wie ich glaube, über diesen Gegenstand nicht machen, ausser jener, dass Mitosen der fixen Zellen überall, wo derartige Zellen vorhanden sind, beobachtet werden können. Es ist allerdings auffällig, dass man in den sogenannten Flemming'schen Keimcentren nahezu stets reichliche Mitosen der fixen Zellen vorfindet, ich habe indessen in vereinzelten Fällen auch solche Sekundärknötchen angetroffen, in welchen nur ganz spärliche Mitosen der fixen Zellen nachgewiesen werden konnten. Es ist mir sehr wahrscheinlich geworden, dass das reichlichere Hervortreten der fixen Mitosen, wie ich sie kurz den Erythroblastenmitosen gegenüber bezeichnen möchte, innerhalb der Keimcentren hauptsächlich darauf zurückzuführen ist, dass an dieser Localität, wie schon Flemming angab, die einzelnen lymphoiden Elemente meistens mehr auseinandergedrängt erscheinen, weshalb die fixen Zellen und ihre Mitosen besser sichtbar werden. Es können aber, wie bereits erwähnt wurde, auch in den Marksträngen, in den Lymphsinus und Lymphbahnen um die Follikel und Follikularstränge herum und im Hilusstrome reichliche, ja geradezu massenhafte fixe Mitosen hervortreten.

Bezüglich der Anordnung, Lagerung und Neubildung der fixen Zellen innerhalb Milz und Knochenmark bestehen mutatis mutandis im Wesentlichen die gleichen Verhältnisse, wie innerhalb der Lymphdrüsen, weshalb ich eine detaillirtere Schilderung hier übergehen zu dürfen glaube. Eine Vergleichung der diesbezüglichen Abbildungen auf den Tafeln bestätigt die nahe Uebereinstimmung der in Betracht kommenden Verhältnisse.

Bei dem Studium der Neubildungsvorgänge an den fixen Zellen der Blutzellen bildenden Organe fallen häufig Bilder auf (Fig. 3, 14, 24, 25), welche an jene erinnern, die ich früher[1]) für die Neubildung von Leukoblasten innerhalb der hämatopoetischen Organe und später auch für die Neubildung der Leukocyten des Krebsblutes[2]) angegeben habe; namentlich an den grösseren fixen Zellen der Tritonenmilz kann die äussere, formale

1) Sitzungsber. der k. Akad. d. Wiss. in Wien, 1885, III. Abth., Bd. 92.

2) Ziegler's Beiträge etc. Bd. X.

Aehnlichkeit der genannten Zellenarten sehr prägnant hervortreten, so dass die Annahme der Abstammung der leukoblastären und der einkernigen leukocytären Elemente der Lymphe und des Blutes von den genannten fixen Zellen gerade durch diese Aehnlichkeit der Kernbilder gestützt werden könnte.

Ich könnte aber eine solche Annahme nicht als begründet ansehen. Die Kerne der fixen Zellen, von denen hier die Rede ist, weisen auch im ruhenden Stadium ein Kerngerüst auf, das wohl als ein Chromatin-(Nuclein-)Gerüst angesprochen werden darf. Während der die Mitose einleitenden Stadien treten nun innerhalb dieses dünnen und zarten Netzwerkes dickere Chromatin-(Nuclein-)Klumpen und Stränge auf, wodurch gerade die erwähnte äussere Aehnlichkeit mit den Kernen der leukoblastären Elemente hervorgerufen wird. Als unterscheidendes Moment muss aber betont werden, dass an derartigen Kernen der fixen Zellen bei genügender Häufung der Beobachtung zahlreiche Uebergänge zum Stadium des dicht gewundenen Mutterknäuels gefunden werden können, und dass weiterhin gerade die angewendete Fixirung der Objekte mit Platinchlorid ein ausreichendes Mittel an die Hand giebt, um die fixen Zellen von den leukoblastären Elementen zu trennen, indem durch die eigenartige Wirkung des Reagens die Kernstruktur in den Leukoblasten wie verwischt und ausgelöscht erscheint. Ich würde es daher nicht für begründet ansehen können, auf Grund einer äusseren, formalen Aehnlichkeit eine Abstammung der Leukoblasten von den genannten fixen Zellen annehmen zu wollen, da trotz dieser Aehnlichkeit durch die verschiedene chemische Beschaffenheit der beiderseitigen Kernsubstanzen eine, wie ich glaube, ausreichende Differenz begründet erscheint, welche gegen eine solche Abstammung spricht. Die Frage nach dem Uebergange der einen Substanz in die andere habe ich bereits bei einer anderen Gelegenheit[1]) und höher oben berührt, und auf die weitere Frage, ob durch das Platinchlorid alle leukoblastären Elemente hinlänglich beeinflusst werden, so dass auf Grund dieser Beeinflussung die Unterscheidung von den fixen Zellen in jedem Falle möglich ist, komme ich später noch zurück.

---

1) Ziegler's Beiträge Bd. X, S. 264 f.

B) Erythroblasten.

Um Missverständnisse zu vermeiden, bemerke ich gleich von vornherein, dass ich, wie in meinen früheren Arbeiten, auch jetzt noch als Erythroblasten nur die hämoglobinfreien Vorstufen der rothen Blutkörperchen bezeichne, nicht aber, wie dies Bizzozero[1]) und auch van der Stricht[2]) thun, die bereits hämoglobinhaltigen Jugendformen der rothen Blutkörperchen, die nach meiner Auffassung schon ein weiteres Entwickelungsstadium der erstgenannten Vorstufe bilden. Es dürfte nur zur Entstehung arger Verwirrungen Anlass gegeben sein, wenn man den gleichen Namen für verschiedene Dinge verwendet. Auf Bizzozero's Einwand, dass es überhaupt keine hämoglobinfreien Vorstufen der rothen Blutkörperchen giebt, komme ich später zurück.

Die von mir als Erythroblasten bezeichneten, in meinen früheren Arbeiten bereits charakterisirten Lymphoidzellen sind, wie auch diese Untersuchungen neuerdings ergeben haben, in allen Blutzellen bildenden Organen, in Lymphdrüsen, Milz, Knochenmark, in den einzelnen und gruppirten Follikeln des Darmes, in der embryonalen Leber von der gleichen Beschaffenheit. Sie stellen bei den untersuchten Warmblütern kleine, rundliche, meist kreisrunde Zellen dar, in welchen der Kern den grössten Theil des Zellleibes einnimmt, welch letzterer vielfach nur auf einen schmalen Randsaum von homogener oder schwach granulirter Beschaffenheit um den Kern beschränkt ist. Nimmt bei der weiteren Entwickelung die ganze Zelle an Grösse zu, dann wird auch das Zellprotoplasma deutlicher sichtbar, die granulirte Beschaffenheit desselben tritt dann namentlich während der indirekten Theilung der Zelle mit Deutlichkeit vielfach hervor. Ich habe mich bei meinen früheren Untersuchungen[3]) davon überzeugt, dass dem Zellleib der Erythroblasten, im Gegensatze zu jenen der Leukoblasten, die Fähigkeit, amöboide Bewegungen auszuführen, abgeht, dass an denselben unter Einwirkung der Wärme höchstens das Auftreten schwacher Buckel constatirt

---

1) Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. XXXV, S. 424 f.

2) a. a. O.

3) Sitzungsber. d. k. Akad. d. W., math.-nat. Klasse, III. Abth., 1885, S. 66 f.

werden kann. Denys[1]) glaubt sich hingegen an den Erythroblasten des Kaninchens von der Gegenwart amöboider Beweglichkeit in einem Falle überzeugt zu haben, er giebt jedoch selbst zu, dass ihre „Contraktilität“ weit geringer als jene der Leukoblasten ist, und dass nur den letzteren die Fähigkeit, Fremdkörper in ihren Zellleib aufzunehmen, zukommt, was auch von van der Stricht betont wird. Damit scheint mir aber im Wesentlichen doch eine Bestätigung meiner Angabe über die Differenz des Protoplasma der beiden Zellenarten erbracht, weshalb ich auf diesen Gegenstand nicht näher eingehen will.

In meinen früheren Untersuchungen hatte ich als ein besonderes Kennzeichen der Erythroblasten die netz- oder gerüstartige Struktur des Kernchromatins gegenüber der mehr hautigen Anordnung des „Chromatins“ in den Leukoblastenkernen betont. Diese Differenz tritt allerdings nicht so prägnant zu Tage, wenn man, wie ich bereits an einer anderen Stelle[2]) auseinandergesetzt habe, zur Sichtbarmachung der Kernstruktur die Trockenmethode verwendet, die H. F. Müller[3]) auch in seiner letzten Arbeit vorwiegend wieder in Anwendung gebracht hat.

Durch die Resultate der inzwischen vorgenommenen mikrochemischen Untersuchung des „Kernchromatins“ von Leukoblasten und Erythroblasten glaube ich nun die differente Kernstruktur mit grosser Wahrscheinlichkeit als den Ausdruck einer differenten chemischen Beschaffenheit der chromatischen Kernsubstanzen und die Gegenwart von Chromatin-(Nuclein) als ein wesentliches Charakteristikon der Erythroblastenkerne gegenüber der Anwesenheit von Nucleolin (Pyrenin) in den Leukoblastenkernen ansprechen zu dürfen. Dadurch erscheint auch ein weiteres Unterscheidungsmerkmal der beiden Zellenarten gewonnen zu sein.

Der Umstand nun, dass es gelingt, in allen Blutzellen bildenden Organen, also auch in den Lymphdrüsen, Erythroblasten nachzuweisen, ist für die Lehre von der Bildung der rothen Blutkörperchen gewiss von Bedeutung; ich hatte bereits bei meinen früheren Untersuchungen über diesen Gegenstand Ge-

1) La Cellule 1887, T. IV, pag. 223.

2) Ziegler's Beiträge etc. Bd. X, S. 224 f.

3) Deutsches Archiv für klin. Med. 1891, Bd. 48, S. 51 ff.

legenheit, auf diesen Punkt hinzuweisen. Die Annahme aber, dass die Hämoglobinbildung ausschliesslich im Zellleibe der Erythroblasten, nicht aber in jenem der Leukoblasten vor sich geht, kann als eine weitere Stütze der Anschauung über die differente Beschaffenheit der beiden Zellenarten angesehen werden.

Allerdings kann mittels der von mir gewählten und im Vorausgehenden beschriebenen Untersuchungsmethode das Hämoglobin in den Zellen nicht nachgewiesen werden, allein der allmähliche Uebergang der Erythroblasten in hämoglobinhaltige Jugendformen ist bereits früher nicht nur von mir, sondern auch von verschiedenen Seiten festgestellt worden [1], und der Umstand, dass es mit voller Sicherheit gelingt, innerhalb der Lymphdrüsen Erythroblasten nachzuweisen, schützt wohl von vornherein gegen den Einwand, dass es sich nicht eigentlich um hämoglobinfreie, sondern nur um durch die Methode ihres Hämoglobingehaltes beraubte Zellen handelt, nachdem ja bisher noch von Niemandem hämoglobinhaltige Jugendformen rother Blutkörperchen in den Lymphdrüsen unter normalen Verhältnissen constatirt wurden, diese Organe bisher (abgesehen von den älteren Literaturangaben) ausser von mir und von Gibson [2]), auf dessen Arbeit ich bei einer anderen Gelegenheit zurückzukommen haben werde, überhaupt nicht zur Neubildung rother Blutkörperchen in Beziehung gebracht wurden. Uebrigens dürfte es wahrscheinlich möglich sein, eine Methode ausfindig zu machen, durch welche nicht nur die charakteristische Kernbeschaffenheit der Zellen der erythroblastären und leukoblastären Reihe, sondern auch der Hämoglobingehalt der ersteren, sobald ein solcher bereits vorhanden ist, sichtbar gemacht werden kann [3]).

1) Vgl. die Zusammenstellung bei O. van der Stricht, a. a. O.

2) Journ. of Anatomy and Physiol. 1885/86, Vol. XX, pag. 100.

3) Gelegentlich der Untersuchung von v. Scarpatetti (vgl. die folgende Abhandlung) hatte es sich gezeigt, dass in gesättigtem Sublimat gehärtetes Knochenmark, bei nachträglicher Färbung mit Orange und Dahlia, sehr exquisite Differenzen der Leukoblasten und Erythroblasten erkennen lässt, während gleichzeitig das Hämoglobin in den Zellen gut fixirt ist. Die Leukoblastenkerne erscheinen dann schwach bläulich, die Erythroblastenkerne dunkelblau gefärbt. Diese Differenz kam aber in scharfer Weise nur bei Verwendung von Dahlia zum Vorschein. Auch durch Mischung von Platinchlorid und Sublimat dürften in der angegebenen Richtung gute Resultate zu erzielen sein.

Bezüglich der Erythroblasten innerhalb der Blutzellen bildenden Organe ist nun zu bemerken, dass man unter den ruhenden Formen derselben in jedem einzelnen Organe solche Kerne vorfindet, welche vollständig homogen roth gefärbt erscheinen, andere aber, bei denen die gerüstförmige Kernstruktur mit mehr oder minder grosser Deutlichkeit hervortritt. Howell[1]) hat ähnliche Beobachtungen an den kernhaltigen rothen Blutkörperchen im Knochenmark gemacht und die differente Kernbeschaffenheit mit der von ihm angenommenen Ausstossung des Kernes aus den kernhaltigen Erythrocyten in Zusammenhang gebracht, indem nur die homogenen Kerne zum Ausstossen reif (mature) sein sollten, jene mit der Netzstruktur des Kernes als unreife (immature) Formen noch weitere Theilungsstadien eingehen können. Dieser Anschauung von Howell kann ich mich schon deshalb nicht anschliessen, weil innerhalb der Lymphdrüsen, wo ja gleichfalls vollständig homogene und netzförmig gezeichnete Erythroblastenkerne zur Beobachtung kommen, von einem Kernverlust seitens der Erythroblasten nichts zu constatiren ist; können doch noch im Ductus thoracicus an allen Erythroblasten gut entwickelte Kerne nachgewiesen werden.

Ich glaube, dass auf eine Reihe von Umständen bei der Auffassung der erwähnten Eigenthümlichkeit der Erythroblastenkerne Bedacht zu nehmen sein wird. 1) Ist es immerhin möglich, dass bei der Kleinheit des Objektes durch das angewandte Reagens eine Anzahl von Zellkernen schlecht fixirt wurde, die sich dann homogen, nicht distinkt färbt; das kann auch bei den grösseren Erythroblastenkernen der Tritonenmilz eintreten. 2) Kann man sich bei Verwendung guter Systeme davon überzeugen, dass in zahlreichen homogen gefärbten Kernen bei genügender Entfärbung und Differenzirung das Kernnetz sichtbar gemacht werden kann. 3) Liegen die Erythroblasten innerhalb der Blutzellen bildenden Organe vielfach, wie später noch auseinander zu setzen sein wird, in einem sehr engen Spaltsystem, in welchem sehr wahrscheinlich Verschiebungen der Zellform und auch wohl eine Art Pressung der Zellen selbst zu stande kommen können. Sehr häufig zeigen nämlich gerade die in dem engen

1) a. a. O. pag. 94.

Spaltsystem vorhandenen Erythroblasten homogen gefärbte Kerne, vielleicht hauptsächlich infolge der eben angedeuteten Umstände, während die in den breiteren Spalt- oder den mehr sinusartigen Räumen der gleichen Organe gelegenen Erythroblasten in der Regel deutliche Netzstruktur ihrer Kerne erkennen lassen (Fig. 6, 11, 27, 39). Ich kann auf Grund dieser Beobachtungen jene Differenz für die Erythroblasten mit homogenen Kernen und solchen mit deutlich strukturirten ruhenden Kernen nicht annehmen, die Howell für die gleichen Formen der kernhaltigen Erythrocyten im Knochenmark acceptirt hat, wobei ich übrigens die Möglichkeit zugebe, dass die Kerne der kernhaltigen rothen Blutkörperchen vor ihrem Verschwinden gewisse Veränderungen erleiden können, welche den Verlust der distinkten Färbbarkeit bedingen.

Was nun die Neubildung der Erythroblasten anbelangt, so geht dieselbe ausschliesslich durch Mitose vor sich, die Zellen selbst sind aber (beim Warmblüter) so klein, dass das Bild der Mitose meistens undeutlich und durch Verbackung der einzelnen Fadensegmente vielfach nicht leicht zu erkennen ist. Namentlich gilt das für jene Erythroblasten, welche innerhalb enger Spalträume gelegen sind, wo eine gehörige Entfaltung der Zelle wahrscheinlich durch den engen Raum behindert sein dürfte, während die in den weiten Maschen und sinusartigen Räumen befindlichen Erythroblasten weit deutlichere indirekte Theilungsfiguren aufweisen.

Wegen der Gleichheit des Theilungsmodus könnte man daran denken, dass die Erythroblasten von den früher beschriebenen fixen Gewebselementen der Blutzellen bildenden Organe abstammen. Es sind aber doch, wie schon aus der Berücksichtigung der beiderseitigen im Vorausgehenden beschriebenen Eigenschaften der genannten Zellen, noch mehr aber bei eingehendem Studium derselben hervorgeht, so markante Unterschiede zwischen denselben vorhanden, dass ohne zwingendere Gründe eine solche Annahme nicht acceptirt werden könnte. Solche sind aber, so weit ich zu beurtheilen vermag, bisher noch nicht erbracht worden. Selbst wenn man sich über die äussere Unwahrscheinlichkeit der Annahme hinwegsetzen wollte, dass aus dem Protoplasma der fixen Zelle, das kein Hämoglobin enthält und in dem auch die Hämoglobinbildung als solche bisher nicht constatirt werden konnte, ein hämoglobinbildendes Protoplasma entsteht, und selbst wenn man sich blos damit begnügen wollte, eine solche Umwandlung

auf Grund der Aufstellung von Uebergangsstadien zwischen den beiden Zellenarten anzunehmen, selbst dann scheinen mir immer noch gewichtige Bedenken gegen eine solche Umwandlung vorzuliegen. Ich selbst habe ebenso wenig wie Denys und van der Stricht derartige Uebergangsstadien auffinden können, und kann auch nicht zugeben, dass die unter anderen von Howell[1]) über diesen Gegenstand beigebrachten Gründe eine solche Umwandlung beweisen. Howell hält die Erythroblasten des Knochenmarkes für Abkömmlinge der sogenannten Markzellen, die er als ein embryonales Gewebe, und zwar als Zellen des Mesoblast anspricht, die sich nach verschiedener Richtung hin (durch Mitose) vermehren und unter anderm auch durch allmähliche Veränderung ihrer Charaktere innerhalb mehrerer Generationen zur Entstehung von Erythroblasten Veranlassung geben sollen. Auch hier liegt wohl eine Annahme vor, die nicht direkt bewiesen, aber auch direkt nicht widerlegt werden kann. Ich habe aber doch noch specielle Bedenken dagegen, dass die Erythroblasten gerade von den Markzellen abstammen sollen. Ich kann auf Grund meiner Untersuchungen, worauf ich im Folgenden noch zurückkomme, die Markzellen und die sogenannten fixen Zellen des Knochenmarkes nicht als die gleichen Gebilde und nicht als zusammengehörige Zellenformen ansprechen. Unter den fixen Zellen des Knochenmarkes begreife ich, wie bei den Lymphdrüsen und der Milz, die dem reticulären Gewebe anliegenden Bindegewebs- und Endothelzellen, die Markzellen aber stellen sehr wahrscheinlich, wie sofort näher begründet werden soll, eine der leukocytären Reihe zugehörige Zellenform dar, deren Umwandlung in Erythroblasten ebenso unwahrscheinlich ist, wie überhaupt die Umwandlung der weissen Blutkörperchen und ihrer Vorstufen und Abkömmlinge in rothe und in die Vorstufen derselben.

Was nun die farblosen Zellen innerhalb der Embryonalleber anbelangt, die Howell mit den obengenannten Mesoblastzellen im Knochenmark erwachsener Thiere in Parallele bringt, und die in der Embryonalleber als die Mutterzellen der Erythroblasten angesprochen werden, so muss ich Howell[2]) auf Grund meiner

---

1) a. a. O. S. 87 f.

2) a. a. O. 91.

eigenen Untersuchungen beipflichten, wenn er diese Zellen innerhalb der Gefässe der Embryonalleber nicht als Leukoblasten bezeichnet; ich kann dieselben nur als Endothelzellen ansprechen, die in sehr reichlichem Maasse Mitose erkennen lassen (Fig. 36). Eine Umwandlung dieser Zellen in Erythroblasten konnte ich auch innerhalb der Embryonalleber nicht constatiren.

Ich halte es vorläufig für durchaus nicht geboten, die Erythroblasten von einer andern Zellenart abzuleiten, sie durch eine Umwandlung aus irgend einer Zellenart hervorgehen zu lassen. Ich glaube vorderhand mit der Annahme auszukommen, dass die Erythroblasten selbst ein keimfähiges, bereits bei der embryonalen Blutzellenbildung vorhandenes Gewebselement darstellen, das im postembryonalen Organismus an einzelne Localitäten (Lymphdrüsen und verwandte Gebilde, Milz, Knochenmark) deponirt ist, sich hier durch Mitose vermehrt und entweder an dieser Localität selbst, oder innerhalb der allgemeinen Blutbahn durch Hämoglobinbildung im Zellleibe eine Umwandlung in kernhaltige Erythrocyten und (beim Säugethier) durch Kernschwund in kernlose Erythrocyten durchmacht; ich komme hierauf noch zurück.

Auch über die Anordnung der Erythroblasten innerhalb der Blutzellen bildenden Organe soll später im Zusammenhange mit jener der Leukoblasten berichtet werden.

C) Leukoblasten.

Als das hervorstechendste Merkmal der Leukoblasten muss in den nach der voranstehend beschriebenen Methode angefertigten Präparaten das eigenthümliche Verhalten des Kernes und seine nahezu homogen gelbe Färbung bezeichnet werden. Worin die Ursache dieses eigenartigen Verhaltens der Leukoblasten mit Wahrscheinlichkeit zu suchen ist, habe ich im Vorausgehenden bereits angegeben, und es wäre an dieser Stelle nur die Frage zu erörtern, ob denn alle leukoblastären Elemente innerhalb der Blutzellen bildenden Organe durch das Platinchlorid und die nachträgliche Färbung in der Weise beeinflusst werden, dass eine Erkennung und Unterscheidung derselben sicher durchgeführt werden kann.

Nun hatten allerdings die Untersuchungen des Krebsblutes

und der lymphoiden Zellen innerhalb der Kaninchenlymphe ergeben, dass im Krebsblute alle einkernigen Leukocyten, in der Lymphe alle von mir mit grosser Wahrscheinlichkeit als Leukoblasten erkannten Zellen die beschriebenen Veränderungen erkennen lassen. Nichts destoweniger habe ich ein besonderes Augenmerk darauf gerichtet, ob nicht vielleicht doch das Platinchlorid das zu fixirende Gewebsstück nicht vollständig, oder nicht gleichmässig durchdringe, wodurch leicht eine grössere oder geringere Zahl von Leukoblasten der Einwirkung des Platinchlorids entzogen und als durch das Platinchlorid nicht differenzirte Zellen den Erythroblasten oder den fixen Zellen zugezählt werden könnte. Wäre das aber der Fall gewesen, dann hätte auch die angewandte Methode nicht mehr jene Bedeutung für die Untersuchung der Blutzellen bildenden Organe gehabt, die ihr höher oben beigelegt worden war. Ich habe aber im Verlaufe einer ausgedehnten Untersuchungsreihe die Ueberzeugung gewonnen, dass das Platinchlorid bei nicht zu grossen Gewebsstücken gleichmässig in die Tiefe eindringt, und dass auch innerhalb der angeführten Gewebe alle leukoblastären Elemente der geschilderten Wirkung des Platinchlorids anheimfallen. Ich will im Einzelnen auf diese Untersuchungen nicht eingehen, sondern nur das Folgende hervorheben: 1) Man kann auf Querschnitten der untersuchten Organe gerade in den innersten Partien derselben ununterbrochene Lager von durch Platinchlorid typisch beeinflussten Zellen, also Leukoblasten, nachweisen. Wenn nun gelegentlich mitten unter diesen Zellen, oder ihnen benachbart, die Kerne von nicht beeinflussten Zellen auftauchen, die ihre Kernstruktur und ihre Färbbarkeit beibehalten haben, so kann meiner Auffassung nach nicht die Annahme gemacht werden, dass hier eine unvollständige Platinchloridwirkung auf das gleiche zellige Element, sondern dass hier eine andere Zellenart vorliegt, die sich dem Platinchlorid gegenüber verschieden verhält. Die Lagerung und Vertheilung der durch Platinchlorid differenzirten und nicht differenzirten Kerne, das Studium der Platinchloridwirkung auf die isolirten Kerne des Krebsblutes und der Kaninchenlymphe macht, wie ich glaube, eine solche Schlussfolgerung im hohen Grade wahrscheinlich. 2) Es trifft sich gar nicht so selten, dass an der Peripherie des Schnittes, d. i. also dort, wo das Platinchlorid auf die Gewebszellen direkt einwirken konnte, die gleichen Erscheinungen der

differenzirten und nicht differenzirten Zellen in derselben Weise wie im Innern des Schnittes zum Vorschein kommen.

Ohne nun weiter in das Detail derartiger Unterscheidungen einzutreten, die doch nur bei der eigenen Untersuchung der Präparate und bei Verwendung der Methode selbst klar erkannt werden können, betone ich, dass mir keine Beobachtung in allen meinen Präparaten aufgestossen ist, welche als Stütze der Annahme dienen könnte, dass das Platinchlorid nicht sämmtliche leukoblastären Elemente innerhalb der Blutzellen bildenden Organe in der angegebenen Weise beeinflusst, dass mithin die durch das Platinchlorid gewonnenen Differenzirungen nicht zur Unterscheidung der leuko- und erythroblastären Elemente verwendet werden dürfen. Aber es muss hierbei sofort bemerkt werden, dass, abgesehen von der Lagerung zur Unterscheidung der Leukoblasten, nicht nur die Gelbfärbung, ebenso wenig wie zur Unterscheidung der Erythroblasten nicht nur die Rothfärbung genügt. Speziell für die Leukoblasten muss besonderer Nachdruck darauf gelegt werden, dass in gelungenen Präparaten die charakteristische Kernstruktur derselben wie ausgelöscht und verwischt erscheint, und dass aus dem mehr oder weniger gleichmässig gelb gefärbten Kern allenfalls nur noch einzelne Nucleolin-(Pyrenin-)Körner auftauchen (Fig. 10, 17).

Ueber die Beschaffenheit und Neubildung der Leukoblasten innerhalb der Blutzellen bildenden Organe bin ich nicht in der Lage, auf Grund meiner Präparate neue Befunde mittheilen zu können, das liegt ja zum Theile im Wesen der in Anwendung gezogenen Methode begründet. Nur das eine geht, wie ich glaube, mit genügender Sicherheit aus den Präparaten hervor, dass die Leukoblasten in diesen Organen sich nicht durch Mitose vermehren. Was bisher von verschiedener Seite als Mitose der Leukoblasten oder Leukocyten in den haematopoetischen Organen angesprochen wurde, glaube ich zurückführen zu dürfen auf fixe Mitosen oder auf Erythroblastenmitosen. Ich habe mich höher oben bereits dahin ausgesprochen, dass kein Grund vorliegt, die in den Präparaten etwa vorhandenen gelb gefärbten Misosen (der fixen Zellen) auf Leukoblasten zu beziehen. Sowohl die bereits öfter erwähnte chemische Differenz der Leukoblastenkerne und der Kerne der fixen Zellen spricht gegen eine solche Annahme, als auch der Umstand, dass bei Fixirung mit Platinchlorid innerhalb der etwas

grössern, ruhenden fixen Zellen ein exquisites „chromatisches“ Kerngerüst nachgewiesen werden kann, von welchem aus die weitern Stadien der indirekten Theilung leicht abgeleitet werden können, was bei den Kernen der Leukoblasten nicht der Fall ist.

Ich muss auf Grund meiner frühern Untersuchungen daran festhalten, dass die Leukoblasten der Blutzellen bildenden Organe sich durch Amitose neubilden und habe auch bei der Fixirung mit Platinchlorid mehrfach Bilder gesehen, welche ich auf amitotische Theilung zurückzuführen mich für berechtigt halte (Fig. 12, 17, 28, 38, 42b). Indessen gewährt gerade diese Art der Fixirung hierüber wegen der eigenartigen Beeinflussung der Leukoblastenkerne durch das Platinchlorid keinen klaren Aufschluss.

Auch für die Enstehung der Leukoblasten aus den fixen Zellen oder aus den Erythroblasten der Blutzellen bildenden Organe konnte ich keinerlei Anhaltspunkte gewinnen, es kommen hierfür die gleichen Verhältnisse in Betracht, die höher oben für die Erythroblasten auseinander gesetzt wurden.

Bezüglich der Mitosen in dem Blutzellen bildenden Organe möchte ich hier noch Folgendes hervorheben. Zwei Formen derselben müssen hier nach meiner Auffassung auseinandergehalten werden. Die eine Form, entsprechend den grossen Mitosen, gehört den fixen Gewebselementen, und nur die zweite kleine Form den eigentlichen lymphoiden Zellen dieser Organe an. Diese lymphoiden Zellen nun glaube ich auf Grund meiner Untersuchungen als Vorstufen der rothen Blutkörperchen, und nicht als Zellen der leukoblastären Reihe ansprechen zu müssen. Die Gründe hierfür habe ich bereits in meinen früheren Mitheilungen über diesen Gegenstand eingehend erörtert, wesshalb ich hier diesen Gegenstand nicht nochmals erörtern will, zumal ich im Verlaufe dieser Untersuchung noch des Oeftern Veranlassung haben werde, auf diesen Punkt zurückzukommen.

Eine besondere Erwähnung bedürfen die innerhalb der Blutzellen bildenden Organe, namentlich in den Lymphdrüsen oft in grosser Zahl befindlichen, allem Anscheine nach auf der Durchwanderung durch das Organ (Stöhr) befindlichen mehrkernigen Leukocyten, da sie bei jenem Grad der Differenzirung und Entfärbung, in dem alle Leukoblasten gelb erscheinen, der Mehrzahl nach roth gefärbt erscheinen. Diese Differenz der Färbung könnte dahin gedeutet werden, dass die mehrkernigen

Leukocyten nicht von Elementen der leukoblastären Reihe abstammen, da sie durch das Platinchlorid nicht in der entsprechenden Weise beeinflusst werden, dass ihre rothe Färbung vielmehr auf einen Gehalt an Chromatin (Nuclein) im Kerne, mithin auf die Entstehung aus einer Zellenreihe hinweist, welche im Kerne Chromatin (Nuclein) enthält. Am nächstliegendsten wäre es dann wohl in dieser Beziehung an fixe Zellen überhaupt zu denken und den genannten Befund als eine Stütze jener Anschauung anzusehen, nach welcher die mehrkernigen Leukocyten des Blutes und die mit ihnen identischen Wanderzellen in den verschiedenen Geweben, Abkömmlinge fixer Zellen, namentlich der Bindegewebszellen, darstellen, die nur in Folge ihrer Wanderung (Lovell Gulland[1]), Flemming[2]) jene eigenthümliche Kernform angenommen haben, die man jetzt meistens als mehrkernig oder als polymorph bezeichnet, und die auch noch einer weitern Neubildung, und zwar durch Mitose, fähig sein sollen.

Ich will nun den Umstand, dass aus fixen Zellen wandernde Elemente hervorgehen können, an dieser Stelle nicht weiter berühren, er soll später die entsprechende Berücksichtigung finden, sondern mich hier nur auf die Erörterung des obigen Befundes beschränken. Und in dieser Beziehung liegt, wie ich glaube, auch bei voller Würdigung desselben, kein Grund vor, von der in meinen vorausgegangenen Untersuchungen begründeten und seither von mehreren Seiten acceptirten Annahme abzuweichen, dass die mehrkernigen Leukocyten Abkömmlinge der Leukoblasten darstellen und sich aus ihnen durch einen Kernfragmentirungsprozess entwickeln. Nach dieser Auffassung unterliegen die in die Blutbahn gelangten einkernigen Leukoblasten einem eigenartigen Umwandlungsprozesse ihres Zellleibes und ihres Zellkernes; gerade die Vorgänge am Zellkern lieferten Anhaltspunkte für die Auffassung, dass ein mit Kerneinschnürung und Kernfragmentirung einhergehender degenerativer Vorgang sich im Kern abwickelt, welcher wahrscheinlich als Vorläufer eines später eintretenden Zellzerfalles anzusehen ist. Es ist mir nun sehr wahrscheinlich, dass bei den Veränderungen der Kernform sich auch Veränderungen des Kerninhaltes, namentlich seiner „chromatischen" Sub-

1) a. a. O. pag. 130 f.
2) Archiv für mikroskop. Anat. Bd. 36, S. 272.

stanz (Nucleolin, Pyrenin) einstellen, durch welche die erwähnte Differenz der Färbung begründet sein könnte, ohne dass das Resultat der Färbung in den mehrkernigen Leukocyten gerade mit Nothwendigkeit auf die Gegenwart von Chromatin (Nuclein) in den Kernen bezogen werden müsste. Ich könnte zur Begründung dieser Auffassung auf eine Reihe von analogen Vorgängen hinweisen, bei denen innerhalb einzelner Riesenzellen, deren Kerne unzweifelhafte Zeichen der Degeneration aufweisen, bei dem angegebenen Härtungs- und Färbungsverfahren eine tief dunkelrothe Färbung eintritt, und weiterhin auf Bilder, bei denen die wahrscheinlich durch Phagocytose in den Zellleib der grösseren Leukoblasten und der Endothelzellen hineingelangten, wohl dem Untergange geweihten leukoblastären und erythroblastären Elemente eine gesättigte rothe Färbung annehmen und zur Entstehung von Bildern Veranlassung geben, die Flemming's „tingibeln Körpern“ sehr ähnlich sind (Fig 37). Doch ich will auf alle diese Verhältnisse nicht näher eingehen, sie würden mich zu weit abseits von dem eigentlichen Gegenstande meiner Mittheilung führen. Mir kam es nur darauf an zu zeigen, dass die erwähnte Färbung der mehrkernigen Leukocyten eine Auffassung zulässt, die nicht im Widerspruche steht mit der Annahme, dass dieselben von den leukoblastären Elementen der Blutzellen bildenden Organe abstammen.

D) Markzellen (Anhang).

Die drei bisher geschilderten Zellenarten lassen sich mittels des angewendeten Untersuchungsverfahrens gut auseinanderhalten, und gerade in diesem Punkte liegt ein wesentlicher Vortheil desselben. Auch bezüglich einer vierten Zellenart, die allerdings nur im Knochenmarke in grösserer Menge vorkommt, den sogenannten „Markzellen“ möchte ich hier noch meine Befunde mittheilen, da dieselben in manchen Punkten wesentlich von den jüngst von H. F. Müller[1]) über diesen Gegenstand mitgetheilten abweichen. Bezüglich der Literatur über diesen Gegenstand, sowie bezüglich der bis jetzt bekannten Charaktere der Markzellen

1) Deutsches Archiv für klin. Med. 1891, S. 51 ff.

(Médullocelles Robin's, Cellules médullaires Cornil's) sei auf die eingehende Zusammenstellung Müller's verwiesen.

Müller hat in einem Falle von Leukämie im strömenden Blute allerdings an Trockenpräparaten, deren Beweiskräftigkeit ich, soweit es sich um Strukturverhältnisse der Leukocytenkerne handelt, aus den bereits angeführten Gründen nicht anerkennen kann, eigenthümliche grosse hämoglobinfreie Zellen mit einem grossen Kerne und einem deutlichen chromatischen Gitterwerk in demselben beschrieben, welche schon durch ihre Grösse von den übrigen hämoglobinfreien Zellen des leukämischen Blutes auffielen. Ausserdem fand er zwei Stadien mitotischer Kerntheilung, die gleichfalls wegen ihrer Grösse von Müller nicht den mehrfach aufgefundenen Mitosen hämoglobinfreier und hämoglobinhaltiger Blutzellen im leukämischen Blute zugezählt, sondern in näherer Beziehung zu jenen erstgenannten grossen Zellen gebracht werden. Auf Grund gewisser übereinstimmender Merkmale zwischen diesen grossen Zellen aus dem Blute des leukämischen Menschen und den im Knochenmarke des Meerschweinchens näher studirten Markzellen spricht sich nun Müller dahin aus, dass im leukämischen Blute „Markzellen" enthalten sind, die infolge der pathologischen Vorgänge im Knochenmarke bei der Leukämie in das Blut gelangen, während sie im normalen Blute des Menschen niemals enthalten sind. Es kommt also nach Müller diesen Markzellen im (leukämischen) Blute bis zu einem gewissen Grade auch eine diagnostische Bedeutung zu.

Dieser Auffassungsweise von Müller kann ich mich in keinem Punkte vollständig anschliessen. Dass die von Müller geschilderten Charaktere in den grossen ruhenden hämoglobinfreien Zellen des leukämischen Blutes mit Nothwendigkeit auf eine Abstammung derselben von den Markzellen des Knochenmarks hinweisen, wird gewiss nicht behauptet werden können, wobei gar nicht bestritten werden soll, dass eine mehr oder minder grosse Aehnlichkeit der beiden Zellenarten bestehen kann, die aber doch nicht als ein ausreichender Beweis für die Abstammung der beiden Zellenarten von einander angesehen werden kann. Es wird doch immerhin berücksichtigt werden müssen, dass Veränderungen der Zellform und der Zellenbeschaffenheit der Leukocyten im leukämischen Blute sich doch möglicher Weise im leukämischen Blute selbst entwickeln können, das doch be-

züglich seiner Zusammensetzung gewiss nicht dem normalen Blute gleichwerthig ist, so dass schon durch dieses Moment Leukocytenformen im leukämischen Blute vorhanden sein, die im normalen Blute fehlen können. Es erscheint mir durchaus nicht ausgeschlossen zu sein, dass die „hypertrophischen" Leukocyten Hayem's und die mehrfach bereits von anderer Seite beschriebenen „grosskernigen farblosen Elemente" (Markzellen, Müller) im leukämischen Blute selbst aus den kleineren, auch im normalen Blute enthaltenen leukocytären Elementen entstehen können, nicht aber durch den Uebertritt gewisser farbloser Zellen aus den Blutzellen bildenden Organen, namentlich aus dem Knochenmark in das Blut hineingelangt sein müssen. Ich selbst habe früher bereits[1]) die auffallende Armuth der grossen farblosen Elemente des leukämischen Blutes an „Chromatin" betont, die ja auch von Müller als ein wesentliches Merkmal der Markzellen hervorgehoben wird und auf die Möglichkeit hingewiesen, dass es sich um Verhältnisse handeln könne, die sich im leukämischen Blute selbst entwickeln[2]). G. Roux[3]) hat in einer interessanten Studie über Leukämie einen ganz analogen Standpunkt eingenommen.

Müller beruft sich indessen weiterhin darauf, dass die Kerne der „Markzellen" im leukämischen Blute eine ganz eigenartige Struktur besitzen, die im Wesentlichen übereinstimmt mit der von Müller an einem andern Orte[4]) beschriebenen Kernstruktur der sogenannten „theilungsreifen ruhenden Zellen, die Müller als das Anfangsglied einer Zellenreihe ansieht, aus welchem sich weisse und rothe Blutkörperchen entwickeln sollen. Ich habe bereits an einer anderen Stelle[5]) meine Bedenken gegen diese sogenannten „theilungsreifen ruhenden Zellen" Müller's ausgesprochen und will auf diesen Gegenstand hier nicht nochmals zurückkommen. Indessen hat doch Müller auch innerhalb des Knochenmarkes von Meerschweinchen, das an passend be-

1) Sitzungsber. der k. Akad. d. Wiss. in Wien 1885, III. Abth., Bd. 92, S. 114.

2) a. a. O. S. 121.

3) La Province médicale. Lyon 1890, No. 20, 22, 24.

4) Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien 1889, III. Abth., Bd. 98.

5) Ziegler's Beiträge etc. Bd. X, S. 226 f.

handelten Schnittpräparaten untersucht wurde, Zellen gefunden, die eine ganz analoge Kernstruktur zeigten, wie die grossen farblosen Zellen aus dem leukämischen Blute des Menschen an Trockenpräparaten, und gerade diese Uebereinstimmung war ja für Müller mitbestimmend für seine oben bereits erwähnte Anschauung über die Zusammengehörigkeit der beiden Zellenarten.

Ehe ich nun in der Erörterung der für die Lehre von der Blutzellenbildung beachtenswerthen Befunde von Müller weiter gehe, erscheint es geboten die Resultate mitzutheilen, welche ich bezüglich der sogenannten Markzellen an den mit Platinchlorid fixirten und in der geschilderten Weise gefärbten Knochenmarksschnitten erzielte.

Die Markzellen besitzen auf Grund (Fig. 38—45) dieser Beobachtungen die Eigenschaften der leukoblastären oder leukocytären Zellenreihe. Ihre Kernstruktur ist wie ausgelöscht und verwischt, der Kern, nahezu homogen gelb gefärbt, zeigt die auch von Müller erwähnte plumpe Hufeisen-, Quersack-, Blindsack-, Wurstform etc., neben welchen auch Zellen mit einem grossen runden Kern vorkommen; die ganze Zelle ist verhältnissmässig gross und von einem mehr oder minder grob granulirten Protoplasma erfüllt, über dessen nähere Beschaffenheit schon deshalb keine Angabe gemacht werden kann, weil bei der nachträglichen Behandlung mit Jodpikrinalkohol vielfach Gelbfärbung der Granula eintritt.

Mitotische Kerntheilung konnte ich an diesen „Markzellen“ ebensowenig wie an den leukoblastären oder leukocytären Elementen überhaupt nachweisen. Wohl können mitten unter den „Markzellen“ Mitosen vereinzelt oder in beträchtlicherer Zahl, sowie solche ruhende Zellen mit einem dünnen, zarten und relativ chromatin(nuclein)armen Kerngerüst angetroffen werden, von welchen aus alle Stadien der mitotischen Kernfiguren abgeleitet werden können. Allein diese Mitosen und diese Zellenform gehören auf Grund meiner Beobachtungen nicht der Reihe der „Markzellen“, sondern jener der fixen Zellen an, welche zu den „Markzellen“, soweit ich ermitteln konnte, in keiner Beziehung stehen, von ihnen gut unterscheidbar und auch durch keine Uebergangsformen mit ihnen verbunden sind. Wenn nun Cornil, Müller, Bizzozero und Andere indirekte Theilung der „Markzellen“ beschrieben haben, so dürfte hierbei meiner Auf-

fassung nach wahrscheinlich eine Verwechslung mit einer indirekten Theilung fixer Elemente stattgefunden haben, welche bei den bisher in Anwendung gezogenen Methoden nicht genügend von den „Markzellen" und auch von den übrigen lymphatischen Zellen der hämatopoetischen Organe unterschieden werden konnten. Auf die Mitosen der sogenannten eosinophilen oder α-Zellen nach Ehrlich komme ich später noch zurück.

Die Kerne der fixen Zellen im Knochenmark sind es nun, welche im ruhenden Zustande an Präparaten aus Platinchlorid eine Beschaffenheit besitzen, die eine gewisse Uebereinstimmung mit jenen Zellen zeigt, die Müller (vgl. seine Figuren 8 und 9) als die theilungsreifen, ruhenden „Markzellen" an den Anfang der durch Mitose sich vermehrenden „Markzellenreihe" setzt, die ich aber auf Grund meiner Befunde nicht den „Markzellen" zuzählen kann[1]).

Untersucht man die Kernstruktur der „Markzellen" mit einem grossen runden Kern an Präparaten aus Flemming'scher Flüssigkeit oder Sublimat, so giebt sich an diesen jene charakteristische Ablagerung von mehr oder minder grossen Nucleolin-(Pyrenin-)Haufen neben einem zarten Netzwerk kund, das ich bereits früher[2]) eingehend geschildert habe. Diese Nucleolin-(Pyrenin-)Haufen treten in den eigenthümlich polymorphen Kernformen der „Markzellen" mehr in den Hintergrund, und es kann dann auch auf Schnittpräparaten der Eindruck eines an „Chromatin" armen Gitterwerkes im Kern einzelner „Markzellen" hervortreten, wodurch die Möglichkeit einer Verwechslung derselben mit fixen Zellen naheliegend ist, welche allerdings an Präparaten aus Platinchlorid ausgeschlossen erscheint. An Trockenpräparaten werden aber, wie ich das bereits mehrfach betont habe, die Kernbilder der leukoblastären und vielfach auch der leukocytären Elemente in einer Weise zur Anschauung gebracht, die ich nicht als die richtige ansehen kann. Es hat daher für mich auch gar nichts Befremdendes, wenn Müller[3]) weder an Leukocyten, noch

1) Es muss darauf hingewiesen werden, dass diese Figuren 8 u. 9 Müller's durch die Trockenmethode fixirt sind.

2) Sitzungsber. der k. Akad. d. Wiss. in Wien 1885, III. Abth., Bd. 92, und Ziegler's Beiträge etc., 1891, Bd. X.

3) Deutsch. Arch. f. klin. Med. Bd. 48, S. 59, 61. 71, 74.

an den „Markzellen“ in Trockenpräparaten die von mir beschriebene Kernstruktur auffinden konnte. Dafür aber, dass die von mir in Anwendung gezogenen Fixirungs- und Härtungsmethoden keine Kunstprodukte liefern, habe ich bereits bei einer anderen Gelegenheit[1]) die Gründe erörtert.

Auf Grund dieser Auseinandersetzungen halte ich mich zu dem Schlusse berechtigt, dass die Zusammengehörigkeit der von Müller im leukämischen Blute als „Markzellen“ angesprochenen Gebilde zu den „Markzellen“ im Knochenmarke nicht erwiesen ist, und dass daher auch alle weiteren Schlussfolgerungen, die Müller auf Grund seiner Annahme über das Wesen des leukämischen Prozesses zieht, nicht genügend gestützt erscheinen. Die „Markzellen“ innerhalb des Knochenmarkes vermehren sich gar nicht durch Mitose, und daher können auch die innerhalb des leukämischen Blutes von Müller angetroffenen grossen chromatinarmen Mitosen den „Markzellen“ nicht zugezählt werden. Die von Müller und Anderen erwähnten Mitosen der „Markzellen“ des Knochenmarkes dürften wahrscheinlich den fixen Zellen angehören; über die Bedeutung der grossen „chromatin“armen Mitosen Müller's aus dem leukämischen Blute vermag ich keinen bestimmten Aufschluss zu geben, indessen liegt es, wie ich glaube, doch nahe, an Veränderungen der Grösse, Form und des Gehaltes an „Chromatin“ zu denken, welche innerhalb des leukämischen Blutes selbst in ähnlicher Weise, wie dies früher bereits erwähnt wurde, an mitotisch sich theilenden Zellen entstehen könnten. Ob das nun veränderte Erythroblastenmitosen sind, vermag ich nicht zu entscheiden.

Bei der Untersuchung des Knochenmarkes in Sublimat und nachträglicher passender Färbung in sauren Anilinfarben (Ehrlich) oder passenden Farbengemischen konnte ich die bereits von verschiedenen Seiten gemachte Angabe bestätigen, dass die eosinophile Substanz Ehrlich's vorwiegend in den „Markzellen“ gelegen ist; in einzelnen Fällen fand ich die α-Körnung Ehrlich's auch in Zellen, die ihrer Beschaffenheit nach auf mich den Eindruck von fixen Zellen machten. Auch Ehrlich hat analoge Beobachtungen gemacht, worauf ich später noch zurückkomme. Da man nun an passenden Präparaten sich leicht da-

1) Ziegler's Beiträge etc. Bd. X, S. 227.

von überzeugen kann, dass in den „Markzellen“ alle Uebergangsstadien von einer eben merklichen α-Körnung bis zu den groben α-Körnern nachgewiesen werden können in ähnlicher Weise, wie ich das für die Körnung des Krebsblutes gezeigt hatte, so scheint mir die Annahme gerechtfertigt, die Markzellen als leukoblastäre und leukocytäre Elemente des Knochenmarkes aufzufassen, welche zur Secretion der α-Substanz in innigster Beziehung stehen. Ueber einkernige „Markzellen“ mit ε-Körnung (Ehrlich) stehen mir eigene Erfahrungen nicht zu Gebote, ebenso wenig wie über die „Reifung“ der ε-Substanz in die α-Substanz Ehrlich's. Die von Müller und Rieder[1]) beigebrachten Beobachtungen über die Differenz der im normalen und im leukämischen Blute enthaltenen eosinophilen Leukocyten sollen bei einer anderen Gelegenheit erörtert werden.

III. Die Anordnung von Erythroblasten und Leukoblasten in den Blutzellen bildenden Organen.

Die angewandte Untersuchungsmethode gewährte nicht nur Mittel an die Hand zur deutlichen Unterscheidung der verschiedenen, innerhalb der Blutzellen bildenden Organe befindlichen zelligen Elemente, sondern sie gewährte dadurch, dass das reticuläre Gewebe der genannten Organe wahrscheinlich durch die Pikrinfärbung scharf hervortritt, auch Aufschluss über die Lagerungsverhältnisse der beiden Lymphoidzellenarten zum reticulären Gewebe und über die Anordnung und Vertheilung dieser Zellenarten innerhalb der genannten Organe überhaupt.

Ich habe bereits höher oben darauf hingewiesen, dass durch die allenthalben bis in die feinsten Maschen des Reticulärgewebes nachweisbare Gegenwart von fixen (Endothel-)Zellen, welche mit jenen der grossen Lymphsinus und Lymphbahnen in den Lymphdrüsen und jenen der grossen lakunären und capillären Bluträume von Milz und Knochenmark im Wesentlichen übereinstimmen, die Annahme eines innerhalb der genannten Organe befindlichen weit verzweigten, von Endothelzellen begrenzten

1) Deutsches Archiv für klin. Med. Bd. 48, S. 100 ff.

engeren oder weiteren, die Lymphoidzellen enthaltenden Spaltsystems nahegelegt wird, das innerhalb der Lymphdrüsen wahrscheinlich eine nähere Beziehung zu den zu- und abführenden Lymphwegen, innerhalb Milz und Knochenmark aber wahrscheinlich zum Blutgefässsystem besitzt. Auf eine nähere Schilderung des reticulären Gewebes gehe ich hier nicht ein, da ich zu den von Bizzozero und Ranvier und in letzter Zeit von Hoyer[1]) und Mall[2]) über die Anordnung des reticulären Gewebes ermittelten Verhältnissen im Wesentlichen nichts Neues hinzuzufügen habe. Ich möchte nur besonderen Nachdruck darauf legen, dass die Anordnung des Reticulum in Lymphdrüsen, Milz, und bis zu einem gewissen Grade auch im Knochenmark im Wesentlichen die gleiche ist; für Lymphdrüsen und Milz wurde das auch von Mall[3]) hervorgehoben.

Das Spaltsystem des reticulären Gewebes zeigt nun in seinen verschiedenen Theilen eine sehr verschiedene Weite; es sind vielfach Spalten vorhanden, deren Weite durch eine Lymphoidzelle vollständig ausgefüllt, in welchen auch sogar die einzelne Zelle an ihrer vollen Entfaltung behindert erscheint (Fig. 4, 26, 30, 31, 40, 41). Ob derartige enge Spalten, sei es durch Druck von innen, sei es durch andere Momente, einer Erweiterung fähig sind, vermag ich nicht anzugeben. Anderseits kommen aber auch weite Spalten vor, in denen mehrere Lymphoidzellen gleichzeitig nebeneinander Platz gefunden haben (Fig. 6, 7, 10, 11, 16, 27, 39, 45), und solche, bei denen eine starke Ausbuchtung der Randcontouren und mehrfach die Abwesenheit einer strengen Umgrenzung constatirt werden kann, und die vielleicht als lacunäre oder cavernöse Spalträume angesprochen werden können (Fig. 6 im unteren Theile, 33, 34, 44, 45). Auch von Recklinghausen[4]) hat sich auf Grund von Silberinjektionen in das Vas efferens von Lymphdrüsen zur Annahme eines cavernösen Plexus veranlasst gesehen, den er zu den Wurzeln des Vas efferens in

---

1) Archiv für mikrosk. Anat. Bd. 34, S. 208 ff.

2) Sitzungsber. der kgl. sächs. Gesellschaft der Wiss. Math.-phys. Klasse 1891, Bd. 17, S. 299 ff.

3) a. a. O. S. 328.

4) Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben Bd. I, S. 243.

nähere Beziehung bringt. Vielfach empfing ich den Eindruck, dass ein vorliegender Spaltraum in einem Lymphdrüsenschnitte bereits als Lymphcapillare, und bei Milz und Knochenmark bereits als Wurzel einer Blutcapillare angesprochen werden könne (Fig. 6, 7, 30, 31, 40, 41). Ich habe aber diese Beziehungen der Spalträume des reticulären Gewebes innerhalb der Blutzellen bildenden Organe zu den Lymph- und Blutbahnen nicht weiter verfolgt, um von dem eigentlichen Gegenstande meiner Untersuchungen nicht zu weit abseits geführt zu werden.

Es erhebt sich nun die Frage, ob Erythroblasten und Leukoblasten in gesonderten Theilen des Spaltsystems gelegen sind, wie dies Denys[1]) für das Knochenmark der Vögel beschrieben, Bizzozero[2]) aber für die gleiche Localität bestritten hat, oder ob die beiden Lymphoidzellenarten untermengt in dem Spaltsystem liegen, ohne eine bestimmte Gesetzmässigkeit, sei es einer gesonderten, sei es einer untermengten Anordnung, erkennen zu lassen?

In dieser Beziehung ist nun zu bemerken, dass einzelne Bilder aus Lymphdrüsen, Milz und Knochenmark sehr zu Gunsten der von Denys beschriebenen gesonderten Anordnung der beiden Zellenarten in den Spalträumen dieser Organe sprechen (Fig. 3, 6, 7, 8, 30, 31, 40, 41). Der von Bizzozero gegen die Befunde von Denys erhobene Einwand, dass durch die Untersuchungsmethode von Denys eine Auslaugung des Hämoglobins aus den jugendlichen Erythrocyten innerhalb des Knochenmarkes der Vögel bewirkt und dadurch die Gegenwart von hämoglobinfreien Erythroblasten da vorgetäuscht wurde, wo auf Grund der Untersuchungen von Bizzozero hämoglobinhaltige Zellen nachgewiesen wurden, kann auf die Befunde innerhalb der Lymphdrüsen der Säugethiere aus den bereits früher angegebenen Gründen keine Anwendung finden. Bei den Vögeln, wo den Lymphdrüsen für die Bildung lymphoider Zellen nur eine sehr geringe Bedeutung zuzukommen scheint, da diese Organe überhaupt bei den Vögeln nur in beschränktem Maasse (am Halse) gefunden werden[3]), wird die Möglichkeit einer derartigen Verwechslung

1) La Cellule 1887, T. IV, pag. 203 s.

2) Archiv für mikrosk. Anat. Bd. 35, S. 424 f.

3) Vgl. Leydig, Histologie S. 421 und Gegenbaur, Grundriss der vergl. Anatomie 1874, S. 659.

im Knochenmarke unter den von Bizzozero angegebenen Verhältnissen immerhin zu berücksichtigen sein (Fig. 38). Ich muss es übrigens auf Grund meiner Untersuchungen am Knochenmark der Taube als höchst wahrscheinlich bezeichnen, dass auch in diesem Organe echte Erythroblasten, mithin hämoglobinfreie Vorstufen der rothen Blutkörperchen enthalten sind (Fig. 39, 40, 41), wenn auch durch die nicht vorgenommene Untersuchung der lymphoiden Zellen aus den Lymphdrüsen dieser Thiere, falls diesen Organen überhaupt eine Bedeutung für die Blutzellenbildung zukommt, ein näherer Anhaltspunkt für diese Annahme durch die Vergleichung mit sicher hämoglobinfreien Zellen der gleichen Art nicht erbracht werden kann[1]).

Innerhalb der Lymphdrüsen der untersuchten Säugethiere, wo die soeben erörterte Verwechslung wohl sicher als ausgeschlossen betrachtet werden kann, kommen thatsächlich Bilder zur Beobachtung (Fig. 3, 4, 6, 8), welche einer gesonderten Anordnung der Erythroblasten und Leukoblasten sehr das Wort reden; ganz analoge Verhältnisse werden auch in Milz und Knochenmark (Fig. 30, 31, 40, 41) wiedergefunden. Man constatirt nämlich vielfach enge oder weite Spalträume, in denen ausschliesslich Erythroblasten liegen, während in anderen, den ersteren mehr oder weniger benachbarten Spalträumen ausschliesslich Leukoblasten enthalten sind. Auf diese Weise können reihenweise geordnete Erythroblasten in ganz engen Spalten, ebenso wie breite Züge von Erythroblasten in breiteren Spalten und lacunären Räumen angetroffen werden, und das Gleiche gilt auch für Leukoblasten, wenn auch — und das dürfte wohl auf die angewandte Färbung zurückzuführen sein — das eben geschilderte Verhältniss an den Erythroblasten markanter als an den Leukoblasten hervortritt.

---

1) Auf die Beobachtung, dass durch die Differenzirung mit Jodpicrinalcohol eine Gelbfärbung des hämoglobinhaltigen Zellleibes (Fig. 18, 20) und selbst in zweifellos ausgelaugten kernhaltigen und kernlosen rothen Blutkörperchen ein deutlicher gelber Ring (Fig. 36, 38, 42 b, 44) am Zellenrande markirt wird, will ich in meinen Präparaten keinen grösseren Werth legen. Auch Bizzozero verwendet, allerdings bei einer anderen Härtungsmethode, die Pikrinsäure zur Differenzirung des hämoglobinhaltigen Protoplasma.

Allein diese gesonderte Anordnung von Erythroblasten und Leukoblasten konnte ich nur stellenweise auffinden, sie ist auf Grund der bisher gesammelten Erfahrungen keine für das ganze Organ durchgreifende Erscheinung, und sie ist auch nicht gesetzmässig auf bestimmte Theile des Organes beschränkt. In dieser Beziehung ist allerdings zu bemerken, dass die relativ spärlichen Erythroblasten, welche im inneren centralen Theile der Flemming'schen Keimcentren gelegen sind, stets gesondert in engen Spalträumen angetroffen wurden. Ich entsinne mich nicht, in den genannten Spalträumen dieser Localität je Erythroblasten und Leukoblasten untermengt angetroffen zu haben. Ob eine analoge gesonderte Anordnung von Erythroblasten und Leukoblasten auch innerhalb des Randtheiles der Secundärknötchen vorhanden ist, vermochte ich wegen der dichten Lagerung der beiden Zellenarten an diesem Orte nicht zu entscheiden. Das Gleiche gilt überhaupt für alle Stellen, an denen die Lymphoidzellen eng bei einander liegen. Da nun aber die Lymphoidzellen nahezu überall in sehr dichter Anordnung gelagert sind, so wird die Entscheidung der Frage über die gesonderte Anordnung der beiden Lymphoidzellenarten in solange kaum zu erlangen sein, als nicht die Untersuchungsmethoden eine weitere Vervollkommnung erfahren haben. Ich glaube vorläufig wenigstens den obigen Ausspruch festhalten zu sollen, dass die gesonderte Anordnung von Erythroblasten und Leukoblasten, von der eben erwähnten Localität abgesehen, keine gesetzmässige Vertheilung innerhalb bestimmter Theile der Blutzellen bildenden Organe erkennen lässt.

Meistens findet man Erythroblasten und Leukoblasten untermengt in den verschiedenen Spalträumen vor. Hierbei können nun wieder die verschiedenartigsten Anordnungen auftreten. Entweder man findet nur vereinzelte Leukoblasten zwischen den Erythroblastenzügen (Fig. 7, 29) und umgekehrt, oder es ist eine mehr gleichmässige Untermengung der beiden Lymphoidzellenarten nachweisbar (Fig. 9, 33, 34), immerhin können aber auch Lymphoidzellenlager angetroffen werden, in denen vorwiegend die eine oder die andere Zellenart überwiegt (Fig. 12, 16, 28, 31, 48). Die letztere Art der Anordnung finde ich mehrfach in der Umgebung von Gefässen vertreten. Auf Grund aller dieser Verhältnisse bin ich vorläufig nicht in der Lage, innerhalb der Blutzellen bildenden Organe eine durchgreifend gesonderte An-

ordnung der beiden Lymphoidzellenarten, wie dies Denys für das Knochenmark der Vögel angab, vertreten zu können. Dagegen ist darauf hinzuweisen, dass an einzelnen Localitäten der genannten Organe eine derartige Anordnung bestehen kann, was darauf hinzuweisen scheint, dass die Ueberführung der innerhalb der Blutzellen bildenden Organe neugebildeten Erythroblasten und Leukoblasten gegen die abführenden Lymph- und Blutgefässe möglicherweise auf gesonderten Bahnen für die beiden Lymphoidzellenarten erfolgt. Das zu entscheiden wird aber erst auf Grund weiterer Untersuchungen möglich sein.

Hier erhebt sich nun sofort die weitere Frage, ob, wenn schon die Vertheilung der beiden Lymphoidzellenarten innerhalb der hämatopoetischen Organe keine durchgreifende Sonderung erkennen lässt, nicht vielleicht die Neubildung der beiden Zellenarten an gesonderten Localitäten, oder doch vielleicht an ganz bestimmten Localitäten stattfindet, zumal ja Flemming[1]) und seine Kieler Schüler die sogenannten Keimzentren innerhalb Rinde und Mark der Lymphdrüsen und die analogen Gebilde der Milz als die eigentlichen Herde der Lymphzellenbildung erkannt hatten, neben welchen die Lymphzellenneubildung in anderen Partien der genannten Organe mehr in den Hintergrund tritt.

Ich habe bereits früher darauf hingewiesen, dass die Ueberzahl der innerhalb der sogenannten Keimzentren nachweisbaren Mitosen nach meiner Auffassung fixen Mitosen angehört, was Baumgarten und Ribbert bereits früher erkannt hatten; auch Flemming[2]) giebt in seiner letzt erschienenen Arbeit über diesen Gegenstand an, dass mitotische Theilungen fixer Zellen in den Keimzentren häufiger sind, als er es ursprünglich annahm. Ich leugne nun durchaus nicht, dass nicht auch Erythroblasten innerhalb der Keimzentren in mitotischer Theilung begriffen angetroffen werden können, aber gegenüber der grossen Zahl fixer Mitosen werden Erythroblastenmitosen an der genannten Localität nur selten gefunden. Ich bin, wie ich bereits früher erwähnt habe, nicht in der Lage, jede runde oder länglich runde Zelle ohne Ausläufer innerhalb des Reticulum als eine Lymphoidzelle anzusprechen, und ich habe bereits oben betont, dass die Verwechslung von echten

---

1) Archiv für mikrosk. Anat. Bd. 24, S. 50 ff.

2) Archiv für mikrosk. Anat. Bd. 37, S. 271.

Lymphoidzellen mit fixen (Endothel-)Zellen zu einer nach meiner Auffassung irrthümlichen Anschauung über die Neubildung der lymphoiden Elemente innerhalb der Blutzellen bildenden Organe geführt hat. Dass nun anderseits die innerhalb der Keimzentren nachweisbaren Mitosen nicht den Leukoblasten angehören, habe ich gleichfalls bereits höher oben erörtert.

Nach Flemming's[1]) Auffassung ist die Gegenwart der in einzelnen lymphoiden Organen so reichlich vorhandenen Follikel hauptsächlich auf die gerade im Centrum dieser Bildungen gehäuft vorkommenden mitotischen Theilungen lymphoider Elemente zurückzuführen, indem durch den stärkeren Druck der wachsenden, grossen, in Mitose begriffenen Lymphoidzellen im Innern des Follikels eine Verdrängung der kleinern jüngern Tochterzellen nach der Peripherie und eine Ansammlung an der Peripherie des Knotens stattfindet, wobei vielleicht noch eine stärkere Auswanderung von Leukocyten im Innern des Knötchens und vielleicht auch eine stärkere Transsudation aus den Blutgefässen im Innern des Knötchens an dem Auftreten reichlicher Mitosen an dieser Stelle und an der Steigerung des Druckes im Centrum des Knötchens mitbetheiligt sind.

Es ist im Sinne Flemming's wohl möglich, dass die im Innern des Keimcentrums herrschenden Wachsthumsverhältnisse, welche die Gegenwart zahlreicher grosser wachsender und in Mitose begriffenen (fixer) Zellen bedingen[2]), an der Ausbildung der knötchenartigen Bildungen im Innern des Organes mitbetheiligt sind, ich möchte aber doch der Vermuthung Ausdruck geben, dass die Lagerung und Anordnung des reticulären Gewebes in diesen Theilen, wie sie schon von His beschrieben und durch

1) Archiv für mikrosk. Anat. Bd. 24, S. 67 f.

2) An diesen günstigen Wachsthumsbedingungen können wohl gelegentlich auch die Erythroblasten und wahrscheinlich auch die Leukoblasten betheiligt sein; aber die lymphoiden Zellen überhaupt, und unter ihnen vor allem die Erythroblasten, können innerhalb der sogenannten Keimcentren den fixen Zellen gegenüber in der Minderzahl vorhanden sein. Ich habe Keimcentra gesehen, in denen neben massenhaften fixen Zellen weit weniger Lymphoidzellen enthalten waren.

die Untersuchungen von Hoyer[1]) und von Mall[2] bestätigt wurde, das wesentlich Mitbestimmende für die Ausbildung der Follikel darstellt. Eine ähnliche Anschauung hat auch Lovell Gulland[3]) ausgesprochen. Ich verkenne nicht, dass diese eigenartige Anordnung des Reticulum in den verschiedenen Theilen des Follikels auch secundär durch die Wachsthumsverhältnisse im sogenannten Keimcentrum bedingt sein kann, aber der Umstand, dass gar nicht so selten innerhalb der Follikularstränge und im Hilusstroma nicht minder zahlreiche Mitosen, ja gelegentlich sogar weit zahlreichere Theilungen fixer Elemente angetroffen werden als in den Keimzentren, ohne dass hier um die reichlichen Mitosen herum eine analoge Knötchenbildung wie im Follikel constatirt werden kann, gerade dieser Umstand lässt mich vermuthen, dass der Anordnung des Reticulum eine nicht unwesentliche Bedeutung für die Knötchenbildung zufallen dürfte.

Ich kann überhaupt über das Zustandekommen und die Bedeutung der Secundärknötchen in vielen lymphatischen Organen eine bestimmte Anschauung nicht geben. Der Umstand, dass sie in gewissen lymphatischen Organen (Knochenmark) ganz fehlen, wo doch die Neubildung fixer und lymphoider Zellen nicht minder zahlreich als in Lymphdrüsen und einzelnen verwandten Organen, sowie in der Milz ist, weist darauf hin, dass das Zellenwachsthum und die Zellenneubildung allein für das Zustandekommen der Knötchenbildungen nicht ausreichen. Ich will nur noch erwähnen, dass ich mehrfach im Innern der Follikel in zusammenhängenden Schnittreihen überhaupt keine Mitosen auffinden konnte, und dass die Neubildung fixer Zellen auch in den andern Theilen des Organes in ebenso intensiver Weise oft noch weit stärker als innerhalb des Follikes vor sich gehen kann.

Die Anschauung von Lovell Gulland[4]), dass innerhalb

1) a. a. O. S. 212.

2) a. a. O. S. 328.

3) a. a. O. S. 125, 134.

4) a. a. O. S. 149. In den mesenterialen Lymphdrüsen der Maus fand ich vielfach eine Anordnung der Lymphoidzellen vor, welche an die sogenannten Follikel im hohen Grade erinnerte (Fig. 49). Es liessen sich mehr oder weniger follikuläre Gebilde unterscheiden, an deren Peripherie die Lymphoidzellen dichter als im Innern gelagert waren, wie das ja auch von den echten Follikeln bekannt ist. Bei genauerer Untersuchung stellte sich aber heraus, dass in diesen Bildungen, die

der Flemming'schen Keimcentren die Auswanderung mehrkerniger Leukocyten in besonders intensiver Weise vor sich geht, die sich in demselben in grosse einkernige Gebilde umwandeln und nachträglich durch Mitose vermehren sollen, besitzt, wie er selbst zugiebt, nur den Werth einer unbeweisbaren Hypothese, weshalb auf die nähere Erörterung derselben hier nicht weiter eingegangen werden soll. Die Gegenwart reichlicher wohl auf der Durchwanderung durch das Gewebe begriffener mehrkerniger Leukocyten habe auch ich mehrfach in Lymphdrüsen constatiren können, doch konnte ich solche Zellen niemals in grösserer Menge innerhalb der Follikel auffinden, was auch Lovell Gulland beobachtet hat. Eine nähere Beziehung dieser mehrkernigen Leukocyten zu den Zellenneubildungsvorgängen innerhalb der Lymphdrüsen vermochte ich nicht zu ermitteln.

Eine wesentliche Unterscheidung konnte ich auch bei meinen Untersuchungen zwischen den Follikularsträngen und den Follikeln der Lymphdrüsen und den analogen Gebilden in der Milz nicht auffinden, worauf ja auch schon von verschiedenen Seiten hingewiesen wurde; v. Recklinghausen[1]) hat die Follikel dementsprechend geradezu als keulenförmige Anschwellungen der Follikularstränge angesprochen. Ich würde einer solchen Auffassung ohne Vorbehalt beipflichten, wenn ich nicht gerade innerhalb des centralen Theiles der Follikel mit grosser Regelmässigkeit jene gesonderte Anordnung von Erythroblasten und Leukoblasten beobachtet hätte, die früher bereits erörtert wurde, und die bis zu einem gewissen Grade doch eine Sonderstellung der Follikel rechtfertigen würde. Anderseits wurde aber, wie früher gleichfalls bereits betont worden ist, eine gleiche gesonderte Anordnung der beiden Lymphoidzellenarten auch ausserhalb der Follikel in

ich als Pseudofollikel bezeichnen möchte, die für die echten Follikel doch charakteristischen fixen Zellen und deren Mitosen nahezu vollständig fehlen, und dass beinahe ausschliesslich kleine Lymphoidzellen in follikulärer Anordnung vorliegen. Ob irgend eine nähere Beziehung zwischen den Pseudofollikeln und den echten Follikeln besteht, vermag ich nicht zu entscheiden. Dass aber die follikuläre Anordnung der Lymphoidzellen in den Pseudofollikeln wesentlich durch das reticuläre Gewebe der Drüse bedingt sein dürfte, kann wohl als sehr wahrscheinlich bezeichnet werden.

1) Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben Bd. I, S. 243.

Lymphdrüsen, Milz und Knochenmark gefunden; ich muss es vorläufig noch als eine offene Frage bezeichnen, ob gerade die Follikel eine nähere Beziehung zur gesonderten Ueberführung der beiden Lymphoidzellenarten in die Lymph- oder Blutbahnen besitzen, oder ob dem genannten Befunde diese Bedeutung nicht zukommt.

Die Neubildung der Erythroblasten durch mitotische Theilung kann innerhalb der Blutzellen bildenden Organe auf Grund meiner Beobachtungen überall da vor sich gehen, wo Erythroblasten gelagert sind. Eigene Keimcentren der Erythroblastenbildung bin ich daher innerhalb der genannten Organe nicht in der Lage annehmen zu können. Wohl trifft man innerhalb der Markstränge, der Lymphbahnen und Lymphsinus sehr häufig gehäufte Erythroblastenmitosen, die aber gegen ihre Umgebung so wenig abgegrenzt sind, dass ich sie als eigene „Centren" nicht auffassen möchte, wenn auch diese Stätten mit den von Flemming als Keimcentrum angesprochenen Localitäten den Charakter des Wechselnden und Unbeständigen im hohen Grade gemeinsam haben. Anderseits trifft man auch Erythroblastenmitosen mehr oder weniger vereinzelt an. Bezüglich der Reichhaltigkeit an Erythroblastenmitosen, mithin bezüglich des Grades der Erythroblastenneubildung, glaube ich Lymphdrüsen und Knochenmark auf eine Stufe setzen zu dürfen. Allerdings ist es bei der angewandten Untersuchungsmethode, wie bereits erwähnt wurde, nicht möglich, im Knochenmarke die hämoglobinfreien von den hämoglobinhaltigen Zellen zu sondern, ich habe aber bei dieser Vergleichung von Lymphdrüsen und Knochenmark hauptsächlich solche Zellen innerhalb des Knochenmarkes im Auge, welche mit den analogen gewiss hämoglobinfreien Zellen der Lymphdrüsen vollständig übereinstimmen. Auch in der Milz ist die Erythroblastenneubildung recht zahlreich, aber auf jeden Fall unter normalen Verhältnissen geringer als in Lymphdrüsen und Knochenmark.

Bezüglich der Leukoblastenneubildung innerhalb der Blutzellen bildenden Organe bin ich nicht in der Lage, weitere Ergänzungen zu meinen frühern Angaben zu machen. Es liegt ja im Wesen der angewandten Methode, dass die Erythroblasten mehr in den Vordergrund treten als die Leukoblasten. Nur über die Lagerung dieser letzteren Zellenart innerhalb der Blutzellen bildenden Organe ergaben sich weitere Aufschlüsse; die genauere

Struktur der Zellenkerne und zum Theil auch des Zellleibes der Leukoblasten aber wird durch die Untersuchungsmethode nicht gut erhalten, worin ja gerade der differenzirende Werth dieser Methode begründet ist. Dass aber die Leukoblasten der genannten Organe sich nicht durch Mitose vermehren, scheint mir durch die im Voranstehenden mitgetheilten Beobachtungen hinlänglich begründet worden zu sein. Auf Grund meiner frühern Untersuchungen glaube ich daran festhalten zu sollen, dass sich die Leukoblasten durch Amitose innerhalb der Blutzellen bildenden Organe neubilden.

Die Untersuchung der Blutzellenbildung in der embryonalen Leber wurde diesmal ausschliesslich auf die Frage der Anwesenheit der beiden von mir in den Blutzellen bildenden Organen erwachsener Thiere beschriebenen Lymphoidzellenarten in möglichst frühen Stadien beschränkt. In dieser Beziehung bemerke ich bloss, dass ich in zwei nach der gleichen im Vorausgehenden beschriebenen Methode behandelten Lebern von 15 mm grossen Mäuseembryonen ausschliesslich Erythroblasten (Fig. 35, 36) von der gleichen Beschaffenheit wie in Lymphdrüsen und Milz der gleichen erwachsenen Thiere und in reichlicher mitotischer Theilung begriffen, dagegen keine Leukoblasten fand. Hingegen waren in der Leber eines 25 mm grossen Kaninchenembryo bereits Erythroblasten und Leukoblasten nachweisbar. Es erscheinen durch diesen Befund die analogen Beobachtungen von Mosso[1]) und van der Stricht[2]) bestätigt, dass bei der embryonalen Blutbildung in der Leber die rothen Blutkörperchen früher vorhanden sind als die weissen. H. E. Ziegler[3]) hatte bereits früher die gleichen Verhältnisse für die embryonale Blutbildung überhaupt bei der ersten Blutbildung aus dem „Bildungsgewebe“ des mesenchymatischen Gewebes angegeben. Nach seinen Untersuchungen entstehen die Erythroblasten intravasculär, während die ersten Leukoblasten extravasculär gefunden werden und wahr-

1) Arch. ital. de Biolog. T. X, pag. 48 s.

2) a. a. O. S. 14 f.

3) Archiv für mikr. Anat. 1887, Bd. 30. Ferner: Die Entstehung des Blutes der Wirbelthiere. Ber. der naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B., 1889, Bd. 4.

scheinlich durch Einwanderung in die Blutbahn gelangen. Auf Grund dieser Untersuchungen ist mithin auch während einer gewissen Zeit des Embryonallebens eine gesonderte Anordnung der beiden Blutzellenarten vorhanden, wodurch die früher erwähnten Angaben von Denys und die im Vorausgehenden mitgetheilten Befunde über eine gesonderte Anordnung der beiden Lymphoidzellenarten auch im postembryonalen Organismus eine nicht unwesentliche Stütze erhalten.

Auf die Frage, in welchem Theile der embryonalen Leber die Blutzellenbildung vor sich geht, ob dieselbe, wie van der Stricht annimmt, in einem eigenen hämatopoetischen intratrabecular gelegenen Capillarnetz mit gesonderten zu- und abführenden Capillaren vor sich geht, in welchem sich fixe Erythroblasten befinden, die durch den Blutstrom nur allmählich entfernt werden, soll hier nicht weiter erörtert werden[1]). Ich kann nur angeben, dass Erythroblasten sowohl als Leukoblasten, wenn sie vorhanden waren, innerhalb der embryonalen Leber in einem zwischen Leberzellen gelegenen Spaltsystem gefunden wurden (Fig. 35), das in der Regel mit Endothelzellen reichlich ausgekleidet war (Fig. 36). Die Differenzen zwischen den einzelnen Zellenarten treten an dem embryonalen Material ebenso deutlich hervor, wie innerhalb der Organe des ausgewachsenen Thieres, und dementsprechend konnten auch die Erythroblastenmitosen gut von den fixen Mitosen unterschieden werden. Diese fixen Zellen innerhalb der Lebercapillaren dürften es wohl sein, die Howell[2]) als „Embryonalzellen" bezeichnet, und von denen er die Entstehung der Erythroblasten ableitet. Ich habe auch

1) O. van der Stricht (a. a. O. S. 41 f.) hat auf Grund seiner Untersuchungen an der embryonalen Leber die Anschauung aufgestellt, dass die kernhaltigen rothen Blutkörperchen allerdings von hämoglobinfreien Vorstufen abstammen, dass aber die ersten Erythroblasten der embryonalen Leber selbst wieder von hämoglobinhaltigen Elementen abstammen, welche im strömenden Blute vorhanden sind, sich in der Leber festsetzen und durch indirekte Theilung zur Entstehung von hämoglobinfreien kernhaltigen Zellen Veranlassung geben. Ich konnte jedoch in der Arbeit von van der Stricht keinen bestimmten Beweis für eine solche Annahme finden und habe auch bei meinen eigenen Untersuchungen keine Anhaltspunkte für eine solche Auffassung auffinden können.

2) a. a. O. pag. 91.

an der Embryonalleber keine Anhaltspunkte für eine derartige Annahme auffinden können; ich muss auf Grund meiner Untersuchungen die Erythroblasten und die Leukoblasten im embryonalen sowohl als im ausgewachsenen Organismus als ein keimfähiges Gewebe ansehen, das im embryonalen und im ausgewachsenen Organismus zum Aufbau und zum Wiederersatz des Blutzellenmateriales verwendet wird.

IV. Die Neubildung rother Blutkörperchen.

Die von mir durchgeführten Untersuchungen über die Neubildung der rothen Blutkörperchen haben mich zu der Annahme geführt, dass die Entwicklungsreihe der rothen Blutzellen ihren Ausgang von einer hämoglobinfreien Vorstufe der rothen Blutkörperchen oder den von mir sogenannten Erythroblasten nimmt, die sich durch Mitose vermehren und sich in jedem Stadium ihres Theilungsprozesses, auch im ruhenden, durch das Erscheinen von Hämoglobin im Zellleibe zu kernhaltigen rothen Blutkörperchen umwandeln können, die selbst noch durch Mitose theilungs- und entwicklungsfähig sein können, bei den Thieren mit kernlosen rothen Blutkörperchen aber allmählich durch einen eigenartigen Process ihren Kern verlieren und sich auf diese Weise zu den definitiven kernlosen Erythrocyten umbilden. Da ich nun die von mir geschilderten Erythroblasten in den verschiedenen untersuchten Blutzellen bildenden Organen (Lymphdrüsen, Milz, Knochenmark) vorfand, so war ich bereits bei meinen ersten Untersuchungen[1]) zu der Annahme gelangt, dass die genannten Organe sich in nahezu gleicher Weise an der Neubildung rother Blutkörperchen betheiligen.

Gegen diese Ergebnisse wurden von verschiedenen Seiten mehrfache Bedenken geltend gemacht, die sich im Wesentlichen sowohl gegen die Annahme gesonderter hämoglobinfreier Vorstufen (Erythroblasten) der rothen Blutkörperchen, als auch gegen die Art und Weise der Umwandlung derselben in die kernhal-

1) Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss., math.-nat. Klasse 1885, III. Abth., Bd. 92, S. 72.

tigen rothen Blutkörperchen richteten. Auf diese Bedenken soll nun im Folgenden genauer eingegangen werden.

Vor allem war es Bizzozero[1]), der sich bei seinen Untersuchungen über das Knochenmark der Vögel von der Gegenwart hämoglobinfreier Vorstufen der rothen Blutkörperchen, also meiner Erythroblasten, nicht überzeugen konnte, vielmehr zu dem Schlusse gelangte, dass auch die allerjüngsten Stadien der rothen Blutkörperchen, sowie „sämmtliche Mitosenfiguren der rothen Blutkörperchen auch in ihren allerersten Stadien“ bereits Hämoglobinfärbung erkennen lassen. Die Annahme „ungefärbter Erythroblasten“ ist daher für Bizzozero[2]) überflüssig, denn, so fragt er, wie kann man eine solche Annahme machen, „wenn man Zellen schon gefärbt sieht, welche noch im Begriffe sind, sich durch Mitosis zu theilen? Kann es wohl ein jüngeres Element geben, als eine Zelle, welche noch nicht selbständig geworden ist, weil sie noch einen Theil einer anderen Zelle bildet, von der sie abstammt“? Bizzozero's Einwände gegen die Annahme hämoglobinfreier Erythroblasten beziehen sich nun allerdings vorwiegend auf die Untersuchungen von Denys, nur zum allergeringsten Theile gegen meine eigenen Arbeiten. Da aber Bizzozero die Annahme, dass es keine hämoglobinfreien Erythroblasten giebt, auch auf die übrigen Thierklassen ausdehnt[3]), sehe ich mich doch veranlasst, auf diesen Punkt hier selbst einzugehen.

Die Gründe, welche Bizzozero zu dem eben erwähnten Ergebnisse geführt haben, lassen sich im Allgemeinen folgendermaassen zusammenfassen: 1) Die von Denys angewandten Methoden lassen den Einwand zu, dass Hämoglobin aus den Zellen ausgelaugt worden ist; die hämoglobinfreien Erythroblasten sind daher nach Bizzozero theilweise als veränderte (ausgelaugte) kernhaltige rothe Blutkörperchen aufzufassen[4]), zum Theil aber zählt er sie der Reihe der Leukocyten zu[5]), die Denys irrthümlicher Weise als hämoglobinfreie Vorstufen der rothen Blutkörperchen angesprochen hatte. 2) Bizzozero findet kern-

1) Archiv für mikrosk. Anat. Bd. 35, S. 424 ff.

2) a. a. O. S. 456.

3) a. a. O. S. 459.

4) a. a. O. S. 434.

5) a. a. O. S. 443 f.

haltige rothe, also hämoglobinhaltige Blutkörperchen in allen Stadien der Theilung, von der ruhenden Zelle angefangen, durch alle Stadien der Mitose, so dass ihm die Annahme einer hämoglobinfreien Vorstufe überflüssig erscheint[1]. 3) An passend behandelten Deckglaspräparaten aus dem Knochenmark findet Bizzozero eine auf einen Hämoglobingehalt hinweisende Beschaffenheit im Zellkörper sämmtlicher Mitosenfiguren der rothen Blutkörperchen auch in ihren allerersten Stadien; „dies lässt sie auf den ersten Blick von den Leukocyten unterscheiden, mit denen sie allenfalls verwechselt werden könnten"[2]).

Was den ersten der hier aufgezählten Einwände Bizzozero's anbelangt, so habe ich kaum Veranlassung näher auf denselben einzugehen, da er doch vorwiegend gegen die von Denys angewendeten Untersuchungsmethoden gerichtet ist. Eine Verwechslung von (hämoglobinfreien) Erythroblasten mit veränderten kernhaltigen rothen Blutkörperchen erscheint mir bei meinen Beobachtungen ausgeschlossen, da ich die gleichen Zellen, die ich im Knochenmark und in der Milz als Erythroblasten angesprochen habe, in gleicher Beschaffenheit auch innerhalb der Lymphdrüsen vorfand, wo Anwesenheit von Hämoglobin innerhalb des Zellprotoplasma auf Grund unserer gegenwärtigen Kenntnisse überhaupt nicht in Betracht kommt. Dass aber die (hämoglobinfreien) Erythroblasten gut und scharf von den Leukocyten unterschieden sind, daher mit ihnen nicht verwechselt werden können und von ihnen auch nicht abzuleiten sind, dafür habe ich wohl in dieser Arbeit und in den vorausgegangenen genügende Anhaltspunkte beigebracht. Ich stimme daher Bizzozero[3]) vollinhaltlich darin bei, dass er sich gegen die Abstammung der rothen Blutkörperchen und ihrer Vorstufen von den Leukocyten mit Entschiedenheit ausspricht, wie ich das früher gleichfalls bereits gethan hatte[4]), nur sehe ich mich gegen Bizzozero allerdings veranlasst, eine hämoglobinfreie Zellenart, die Erythroblasten, welche den Leukocyten nicht zugezählt

1) a. a. O. S. 456.

2) a. a. O. S. 457.

3) a. a. O. S. 464 f.

4) Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien etc. 1885, Bd. 92, S. 60 f.

werden können, als das Anfangsglied in der Entwicklungsreihe der rothen Blutkörperchen anzusprechen.

Was nun den zweiten Einwand von Bizzozero anbelangt, so kann ich nicht finden, dass die in demselben ausgesprochene zweifellos richtige Beobachtung die Annahme hämoglobinfreier Vorstufen der rothen Blutkörperchen überflüssig macht oder gar ausschliesst. Dass die kernhaltigen rothen Blutkörperchen sich durch Mitose theilen, ist seit den eingehenden zahlreichen Untersuchungen von Bizzozero eine der bestconstatirten Beobachtungen aus dem weiten Gebiete der Blutphysiologie und Pathologie. Aber warum diese Beobachtung die Annahme hämoglobinfreier Vorstufen der rothen Blutkörperchen überflüssig machen soll, ist mir unerfindlich. Mit der höher oben erwähnten, allerdings etwas dunkeln Fragestellung hat Bizzozero wahrscheinlich die Ueberflüssigkeit der Annahme hämoglobinfreier Vorstufen dadurch begründen wollen, dass er die Abstammung der kernhaltigen rothen Blutkörperchen immer wieder auf das gleiche Formelement, mithin auf hämoglobinhaltige Zellen zurückführen konnte. Aber alles das zugegeben, so erscheint mir damit immer noch nicht ausgeschlossen oder überflüssig, dass die theilungsfähigen kernhaltigen rothen Blutkörperchen von theilungsfähigen hämoglobinfreien Zellen abstammen können, die sich entweder als hämoglobinfreie Zellen neubilden, oder die in jedem Theilungsstadium sich in hämoglobinhaltige Zellen umwandeln können. Hämoglobinfreie und hämoglobinhaltige Zellen dürfen dann allerdings nicht als zwei principiell differente Zellenarten angesehen werden; die hämoglobinfreie Zelle geht vielmehr in die hämoglobinhaltige über, wahrscheinlich dann, wenn gewisse Bedingungen die Hämoglobinbildung im Zellleib ermöglichen; ich komme auf diese Umwandlung noch einmal zurück. Dass nun hämoglobinfreie Vorstufen der rothen Blutkörperchen vorhanden sind, dass sie sich durch Mitose theilen, dass sie sich in kernhaltige rothe, selbst noch theilungsfähige Blutkörperchen umwandeln können, das glaube ich in meinen vorausgegangenen Untersuchungen und auch in den vorliegenden genügend erhärtet zu haben.

Der dritte Einwand Bizzozero's besagt, dass er sämmtliche Mitosenfiguren der rothen Blutkörperchen auch in ihren allerersten Stadien hämoglobinhaltig fand. Aber Bizzozero

nimmt doch selbst an, dass die Leukocyten sich durch Mitose vermehren, er muss mithin doch auch Mitosenfiguren gesehen haben, die nicht hämoglobinhaltig sind. Wodurch unterscheidet nun Bizzozero die Mitosenfiguren der rothen Blutkörperchen von jenen der weissen Blutkörperchen? Doch im Wesentlichen durch den Hämoglobingehalt der erstern gegenüber der Hämoglobinlosigkeit der letzteren, denn er sagt ja selbst, dass diese Unterscheidung die Auseinanderhaltung der beiden Mitosenfiguren gestattet, die sonst allenfalls verwechselt werden könnten. Das heisst aber doch mit anderen Worten, dass nur jene Zellen als rothe Blutkörperchen oder deren Vorstufen angesprochen werden können, die hämoglobinhaltig sind, während die in Betracht kommenden hämoglobinfreien Zellen den Leukocyten angehören. Es ist selbstverständlich müssig, sich über hämoglobinfreie Vorstufen der rothen Blutkörperchen in's Einvernehmen setzen zu wollen, wenn man an dem eben erörterten Satze festhält, wie das Bizzozero in der mehrfach erwähnten Arbeit in entschiedener Weise thut. Sieht man alle Lymphoidzellen, die nicht hämoglobinhaltig sind, als Leukocyten oder als der leukocytären Reihe angehörige Elemente an, dann giebt es keine hämoglobinfreien Vorstufen rother Blutkörperchen, wie dies Bizzozero behauptet. Dann wird aber der Nachweis erbracht werden müssen, dass die von mir und seither auch von Andern (Denys, Howell, van der Stricht) gefundenen Anhaltspunkte für die Zugehörigkeit der (hämoglobinfreien) Erythroblasten zur Entwicklungsreihe der rothen Blutzellen, und anderseits die Anhaltspunkte, welche die von mir und auch von anderer Seite urgirte scharfe Abtrennung der (hämoglobinfreien) Erythroblasten von der Entwicklungsreihe der leukocytären Elemente bedingen, nicht stichhaltig sind, oder es werden neue Thatsachen bekannt werden müssen, welche mit der Annahme hämoglobinfreier Vorstufen der rothen Blutkörperchen unvereinbar sind. Das ist aber bisher nicht, auch durch Bizzozero nicht erfolgt. Bizzozero's bisher erörterte Einwände beziehen sich nur auf die Annahme, dass es keine hämoglobinfreien Vorstufen der rothen Blutkörperchen giebt, wobei er allerdings den Nachweis der Erythroblasten in den Lymphdrüsen nicht berücksichtigt. Dass die von Bizzozero zur Stütze dieser Annahme beigebrachten Angaben zur Widerlegung dieser Annahme nicht ausreichen, habe ich im Vor-

ausgehenden erörtert. Indem aber Bizzozero sich auf den Standpunkt stellt, dass nur solche Zellen als Vorstufen der rothen Blutkörperchen aufgefasst werden können, die selbst bereits hämoglobinhaltig sind, hat er eine neue Annahme aufgestellt, die selbst erst bewiesen werden müsste. Gerade diese letztere Annahme erscheint mir aber völlig unerwiesen, da doch jetzt bereits eine ganze Reihe theils von mir, theils von den früher genannten Autoren erbrachten und seither nicht widerlegten Befunden und Beobachtungen für die Zugehörigkeit der (hämoglobinfreien) Erythroblasten zur Entwicklungsreihe der rothen Blutkörperchen sprechen. Ich halte demnach auch die dritte Einsprache Bizzozero's gegen die Annahme hämoglobinfreier Vorstufen der rothen Blutkörperchen nicht für ausreichend gestützt.

Was nun die Bedenken anbelangt, die hauptsächlich von Bizzozero[1]), Neumann[2]) und zum Theil auch von Flemming[3]) gegen die Art und Weise der Umwandlung der Erythroblasten in kernhaltige rothe Blutkörperchen anbelangt, so habe ich bereits an einem anderen Orte[4]) den Einwand Neumann's zurückgewiesen, dass die von mir beschriebenen[5]) sogenannten „gekernten rothen Blutkörperchen", die ich im strömenden Blute bestimmter Gefässabschnitte vorfand, und die sich meiner Auffassung nach aus den Erythroblasten durch Hämoglobinbildung innerhalb des strömenden Blutes bestimmter (venöser) Gefässabschnitte bilden, Kunstprodukte darstellen. Ich will daher auf diesen Gegenstand hier nicht näher eingehen und bemerke nur, dass ich bei einer jetzt vorgenommenen Nachprüfung der seiner Zeit über die „gekernten rothen Blutkörperchen" gemachten Angaben dieselben vollständig bestätigt fand, diese Art der kernhaltigen rothen Blutkörperchen daher nicht, wie Neumann, als „Trugbilder" auffassen kann.

Nun haben sowohl Neumann als auch Bizzozero und Flemming darauf hingewiesen, dass man, selbst wenn die Umwandlung der aus den Lymphdrüsen auf dem Wege der Lymphe

1) a. a. O. S. 466.

2) Virchow's Archiv 1890, Bd. 119, S. 385 f.

3) Archiv für mikrosk. Anat. Bd. 37, S. 268 f.

4) Ziegler's Beiträge etc. Bd. X, S. 220.

5) Sitzungsber. der k. Akad. d. Wiss. in Wien 1887, Bd. 95, S. 129 f.

in die Blutbahn gelangenden Erythroblasten in rothe Blutkörperchen in der von mir beschriebenen Weise vor sich gehen würde, zu dem „seltsamen Ergebniss kommen würde, dass die rothen Blutkörperchen sich normaler Weise durch zwei vollkommen verschiedene Vorgänge entwickelten“ (Bizzozero), nachdem ja die Umwandlung der Erythroblasten in Knochenmark zur Bildung der kernhaltigen rothen Blutkörperchen führe, die sich nach meinen eigenen Angaben von den sogenannten „gekernten rothen Blutkörperchen“ in gewissen Beziehungen unterscheiden lassen [1]. Es ist aber bei der Feststellung dieses „seltsamen Ergebnisses“ übersehen worden, dass ich sowohl bei der nach bestimmten Methoden vorgenommenen Untersuchung des Knochenmarkes und der Milz, als auch in dem aus der Milz und dem Knochenmarke abfliessenden Venenblute in einzelnen Fällen nur wenige, in anderen aber sehr zahlreiche „gekernte rothe Blutkörperchen“ auffand [2]; es ist also die Bildung der „gekernten rothen Blutkörperchen“ durchaus nicht auf die Lymphdrüsen und deren Antheilnahme an der Bildung rother Blutkörperchen beschränkt, sondern sie findet sich auch in Milz und Knochenmark vertreten. Gerade die beiden letztgenannten Organe habe ich neuerdings in Isolationspräparaten nach der andernorts beschriebenen Methode auf die Gegenwart von „gekernten rothen Blutkörperchen“ geprüft und dabei ebenso wie bei den früheren Untersuchungen in zwei Fällen nur wenige derartige Formen aus den Organen zur Darstellung bringen können; in zwei anderen Fällen fand ich jedoch in zahlreichen Zupfpräparaten aus Milz und Knochenmark massenhaft „gekernte rothe Blutkörperchen“ vor. Ich möchte mich daher gegenwärtig noch bestimmter als bei meinen früheren Untersuchungen dafür aussprechen, dass auch innerhalb Milz und Knochenmark eine Umwandlung der Erythroblasten in „gekernte rothe Blutkörperchen“ in reichlichem Maasse stattfinden kann. In welchem Theile der genannten Organe diese Umwandlung vor sich gehen dürfte, soll sofort näher besprochen werden. Lymphdrüsen, Milz und Knochenmark zeigen daher auch bezüglich der Umwandlung der Erythroblasten in rothe

1) a. a. O. S. 159.
2) a. a. O. S. 156 f.

Blutkörperchen durch die Zwischenstufe der „gekernten rothen Blutkörperchen“ eine nahe Zusammengehörigkeit.

Nun könnte man aber immer noch den Einwand von Neumann, Bizzozero und Flemming darin begründet finden, dass zwischen „gekernten rothen“ und „kernhaltigen rothen Blutkörperchen“ gewisse Unterschiede vorhanden sind, und dass man im Knochenmark regelmässig, in der Milz gelegentlich „kernhaltige rothe“ neben den „gekernten“ rothen Blutkörperchen vorfindet, während in den Lymphdrüsen keine von den beiden Formen enthalten sind, die Umwandlung der Erythroblasten in „gekernte rothe Blutkörperchen“ sich vielmehr hauptsächlich im venösen Blute jener Gefässbezirke vollzieht, in welche sich die Lymphe ergiesst.

Aber auch diese Verhältnisse reichen zur Begründung des Einwandes von Neumann, Bizzozero und Flemming nicht aus. Zunächst muss ich bemerken, dass die Unterschiede zwischen den „kernhaltigen“ und den „gekernten rothen Blutkörperchen“ durchaus nicht solcher Art sind, dass man an eine principiell verschiedene Art der Hämoglobinbildung in den Erythroblasten der Lymphdrüsen und jenen des Knochenmarkes denken müsste. Ich habe bereits bei meinen früheren Untersuchungen über diesen Gegenstand [1]) das hervorstechendste Unterscheidungsmerkmal zwischen „kernhaltigen“ und „gekernten rothen Blutkörperchen“ dahin fixirt, dass in den ersteren der Kern sofort ohne weitere Reagentienwirkung, in den letzteren aber erst nach mehrstündiger Behandlung mit der modificirten Pacini'schen Flüssigkeit sichtbar ist, und darauf hingewiesen [2]), dass die Kerne in den „gekernten rothen Blutkörperchen“ durch Hämoglobin verdeckt sind und erst sichtbar werden, wenn das Hämoglobin gegen den Rand der Zelle verdrängt wird, was wahrscheinlich durch die modificirte Pacini'sche Flüssigkeit geschieht. Das deutet allerdings auf „gewisse Unterschiede“ zwischen den beiden kernhaltigen Formen der rothen Blutkörperchen, „die möglicher Weise doch auf einen bis zu einem gewissen Grade differenten Vorgang der Hämoglobinbildung im Knochenmark und Milz einerseits und im circulirenden Blute andererseits hinweisen könn-

1) a. a. O. S. 159.
2) a. a. O. S. 161.

ten"[1]), aber eine principielle Differenz, oder wie Bizzozero[2]) meint, „zwei vollkommen verschiedene Vorgänge" liegen hierbei, so weit ich das beurtheilen kann, nicht vor. In beiden Fällen geht die Hämoglobinbildung in der gleichen Zellenart (Erythroblast) vor sich; in dem einen Falle aber (Knochenmark und zum Theil auch Milz) bleibt in zahlreichen Zellen der Kern längere Zeit sichtbar („kernhaltige rothe Blutkörperchen"), wahrscheinlich weil er durch das Hämoglobin des Zellleibes nicht gedeckt wird, in dem zweiten Falle (circulirendes Blut, das zu gewissen hämatopoetischen Organen in Beziehung steht) wird der Kern sehr rasch unsichtbar, weil er wahrscheinlich durch Hämoglobin gedeckt ist, er kann nur durch bestimmte Mittel sichtbar gemacht werden („gekernte rothe Blutkörperchen"). Es liegt wohl am nächsten, für die Auffassung dieser Differenz an eine verschieden rasche und vielleicht auch verschieden intensive Hämoglobinbildung in den beiden Fällen zu denken; eine principielle Differenz vermag ich hierin nicht zu erblicken, zumal doch darauf Bedacht genommen werden muss, dass ja auch in Milz und Knochenmark „gekernte rothe Blutkörperchen" in der Regel nachzuweisen sind, und dass möglicher Weise doch auch die „gekernten" Formen aus den „kernhaltigen" hervorgehen können, worauf aber hier nicht weiter eingegangen werden soll.

Indessen könnte noch immer eine Differenz der Erythrocytenbildung in den genannten Organen darin erblickt werden, dass die „kernhaltigen rothen Blutkörperchen" doch vorwiegend auf das Knochenmark beschränkt sind und dass innerhalb der Lymphdrüsen überhaupt keine Hämoglobinbildung in den Erythroblasten erfolgt, sondern dass diese erst ausserhalb dieser Organe in der Blutbahn gewisser Gefässabschnitte vor sich geht. Aber auch diese Differenzen können, wie ich glaube, die Annahme nicht begründen, dass die Erythrocytenbildung in Knochenmark und Lymphdrüsen durch zwei vollkommen verschiedene Vorgänge erfolgt.

Zunächst muss ich bemerken, dass ich auch diesmal, ebenso wie bei meinen früheren Untersuchungen[3]), in der Milz erwach-

1) a. a. O. S. 159.

2) a. a. O. S. 467.

3) Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-nat. Klasse, 1883, Bd. 88, III. Abth., S. 389, und Bd. 95, 1887, S. 158.

sener Kaninchen gelegentlich, namentlich bei reger Blutzellenbildung, „kernhaltige rothe Blutkörperchen“ in ziemlich beträchtlicher Zahl angetroffen habe, ja dass ich sogar gelegentlich einer sorgfältigen Untersuchung des Milzvenenblutes bei einem Kaninchen auch vereinzelte „kernhaltige“ Erythrocyten noch an dieser Stätte vorfand. Es ist mir sehr wahrscheinlich, dass, wenn man sich der Mühseligkeit derartiger Untersuchungen öfter unterziehen würde, man den genannten Befund auch öfter constatiren könnte und dass man nicht nur im Milzvenenblute, sondern wahrscheinlich auch in anderen (venösen) Gefässbezirken, die zu hämatopoetischen Organen in Beziehung stehen, analoge Befunde machen könnte. Ich selbst habe nur bei zwei Kaninchen das Blut der linken Vena cava sup. sin. und des rechten Herzens auf diese Verhältnisse geprüft und nach langem Suchen zwei typische „kernhaltige“ Erythrocyten im Blute des rechten Herzens (an Trockenpräparaten) gefunden, während an der gleichen Localität zahlreiche „gekernte“ Formen nachgewiesen werden konnten[1]). Ich will nun auf diese Verhältnisse hier nicht weiter eingehen, aber so viel geht doch aus diesen Beobachtungen hervor, dass sich auch im strömenden Blute gelegentlich, wenn auch in vereinzelten Exemplaren, „kernhaltige rothe Blutkörperchen“ vorfinden können; hierher gehört wohl auch die Beobachtung Tornier's[2]), der aus einer Pancreasvene der Maus ein kernhaltiges rothes Blutkörperchen abbildet. Es ist also der Befund „kernhaltiger rother Blutkörperchen“ durchaus nicht auf das Knochenmark allein beschränkt, wenn man auch in diesem Organe, wahrscheinlich wegen der regen Betheiligung desselben an der Erythrocytenbildung, so-

1) Auch Prins (vgl. später) hat bei der Untersuchung des Blutes der Vena cava infer. bei Kaninchen vereinzelte kernhaltige rothe Blutkörperchen gefunden.

2) Das Knochenmark. Inaug.-Diss. Breslau 1890. Die Beobachtung von Tornier (a. a. O. S. 30), dass gewisse farblose Zellen des Knochenmarkes erst unter dem Deckglase hämoglobinhaltig werden können, dürfte wohl zu jenen interessanten Versuchen der Dorpater Schule (Schwartz, Anthen, Hoffmann, Knüpffer, Höhlein, W. Fick) in Beziehung zu bringen sein, welche für die Frage der Hämoglobinbildung im Protoplasma von grosser Bedeutung zu werden versprechen. Tornier hat übrigens selbst erwähnt, dass er die „kernhaltigen“ rothen Blutkörperchen nicht für ein „bedeutungsloses Kunstprodukt“ erklären möchte.

wie wahrscheinlich wegen besonderer, den längeren Bestand der „kernhaltigen" Formen begünstigender Verhältnisse in diesem Organe nahezu regelmässig grössere Mengen der „kernhaltigen" Erythrocyten, als an den anderen erwähnten Localitäten auffindet.

Es erübrigt nun noch jenen Umstand zu erörtern, dass in den Erythroblasten der Lymphdrüsen keine Hämoglobinbildung vor sich geht, sondern dass diese erst in der venösen Blutbahn gewisser Gefässbezirke erfolgt. In dieser Beziehung muss ich bemerken, dass auch innerhalb Knochenmark und Milz von Kaninchen kernhaltige rothe Blutkörperchen hauptsächlich innerhalb der Gefässe vorgefunden wurden, dass mithin die Hämoglobinbildung in den Erythroblasten dieser Organe nur endovasculär, niemals im eigentlichen Parenchym dieser Organe ausserhalb der Blutgefässe vor sich geht. Davon überzeugt man sich am besten an gut in Sublimat gehärteten Präparaten, die entweder nach der von mir [1]) für die Hämoglobinfärbung angegebenen, oder nach jener von Bizzozero [2]) angegebenen Methode behandelt werden. Die hämoglobinhaltigen kernhaltigen Zellen liegen, wie das ja Bizzozero für das Knochenmark der Vögel eingehend beschrieben hat, auch beim Kaninchen, das ich bisher ausschliesslich auf diese Verhältnisse untersucht habe, der Hauptmasse nach innerhalb von Gefässen, und wo immer ich scheinbar frei im eigentlichen Parenchym ein kernhaltiges rothes Blutkörperchen vorfand, lagen immer in unmittelbarer Nachbarschaft kernlose, voll entwickelte rothe Blutkörperchen, so dass bei der eigenartigen Gefässanordnung in diesem Organe eine sehr nahe Beziehung dieser kernhaltigen Erythrocyten zum Blutstrome angenommen werden durfte, selbst wenn man in jedem einzelnen Falle nicht im Stande war, die Blutgefässwandung zu erkennen. Im Knochenmark tritt übrigens die soeben geschilderte Anordnung viel deutlicher als in der Milz hervor.

Bezüglich der endovasculären Lage der hämoglobinhaltigen Vorstufen der Erythrocyten im Knochenmark [3]) (und in der Milz) stehe ich mithin vollständig auf der durch die Arbeiten Bizzozero's geschaffenen Grundlage. Bezüglich der hämoglobin-

1) Sitzungsber. der k. Akad. d. Wiss. Wien 1883 etc., S. 364 f.
2) a. a. O. S. 456 f.
3) a. a. O. S. 460 f.

freien Vorstufen (Erythroblasten) der rothen Blutkörperchen weiche ich aber auf Grund meiner Untersuchungen von Bizzozero ab. Diese Erythroblasten im Knochenmark (und Milz) liegen der Hauptmasse nach in der früher geschilderten Weise im sogenannten Parenchym (ausserhalb der Blutgefässe), in vereinzelten Exemplaren auch innerhalb der Blutgefässe. Ich kann mich daher in dieser Beziehung nicht auf den Standpunkt von Bizzozero[1]) stellen, dass das Parenchym des Markes der Vögel[2]), wie jenes der Säugethiere, nur ein Aufspeicherungsort für das Fett und ein Herd für die Produktion von Leukocyten ist, ich muss vielmehr in dasselbe auch die Produktion der Erythroblasten verlegen, die aus dem Parenchym in die Blutbahn gelangen, hier hämoglobinhaltig werden und sich auch noch in diesem Zustande durch Mitose theilen können.

Die Beobachtung nun, dass auch im Knochenmarke (und auch in der Milz) die Hämoglobinbildung in den Erythroblasten hauptsächlich im Gefässsystem dieser Organe stattfindet, weist darauf hin, dass auch in diesen Organen „dem strömenden Blute, dem Blutplasma, eine wesentliche Rolle bei der Hämoglobinbildung zufällt“[3]). Damit scheint mir aber ein Verständniss der eigenartigen Verhältnisse innerhalb der Lymphdrüsen angebahnt zu sein.

Wie ich früher bereits betont habe, steht das (secernirende) Parenchym von Milz und Knochenmark in inniger Beziehung zu den aus diesen Organen abführenden Blutbahnen, das (secernirende) Parenchym der Lymphdrüsen aber zu den aus diesen Organen abführenden Lymphgefässen. Die Erythroblasten aus Milz und Knochenmark finden daher, nach dem soeben Erörterten, die Bedingungen der Hämoglobinbildung bereits innerhalb der genannten Organe, die Erythroblasten der Lymphdrüsen aber erst ausserhalb dieser Organe, da, wo sich die Lymphe in die Blutbahn ergiesst. Ich glaube also, dass auch in dieser Beziehung eine principielle Differenz der Bildung rother Blutkörper-

---

1) a. a. O. S. 460.

2) Bezüglich des Knochenmarkes der Vögel kann ich vorläufig nur mit Bestimmtheit aussagen, dass auch im Parenchym desselben (hämoglobinfreie) Erythroblasten vorkommen (Fig. 40, 41).

3) Sitzungsber. etc. 1887 etc., S. 156.

chen in den verschiedenen Blutzellen bildenden Organen nicht besteht und dass die bis jetzt ermittelten Befunde über die Bildung rother Blutkörperchen mit der Annahme hämoglobinfreier Vorstufen dieser Zellen (Erythroblasten) in Einklang gebracht werden können.

Auf die älteren Angaben von Ranvier[1]) und Schäfer[2]) über die Bildung kernloser rother Blutkörperchen aus den vasoformativen Zellen, die auch von Landois[3]) acceptirt werden, sowie auf die neueren Angaben von Kuborn[4]), Minot[5]) und Edington[6]) über die Blutzellenbildung soll, da mir eigene Erfahrungen über dieselben fehlen, hier nicht weiter eingegangen werden.

V. Die Neubildung weisser Blutkörperchen.

Die Untersuchungen über die Neubildung weisser Blutkörperchen hatten mir die Annahme ergeben, dass innerhalb der Blutzellen bildenden Organe Vorstufen der weissen Blutkörperchen, die von mir sogenannten Leukoblasten, enthalten sind, die durch eine charakteristische Kernstruktur, durch eine chemisch differente Beschaffenheit des „Kernchromatin“ (Nucleolin, Pyrenin) und des Zellprotoplasma von den Erythroblasten unterschieden sind, und die sich innerhalb der genannten Organe durch Amitose, nicht durch Mitose theilen. Diese Leukoblasten gelangen nach meinen Beobachtungen durch die Lymphe oder durch das aus gewissen hämatopoetischen Organen abfliessende Venenblut in den allgemeinen Kreislauf, wo sie als einkernige Leukocyten angesprochen werden. Diese erleiden im Blute wahrscheinlich gewisse Veränderungen ihrer Kern- und Protoplasmabeschaffenheit und bilden sich zu den sogenannten mehrkernigen oder polymorphen Leukocyten um, die ich nicht als in regenerativer Theilung begriffen ansehen kann, die vielmehr nach meiner Auffassung

---

1) Arch. de phys. norm. et pathol. 1874, S. 429, 1875, S. 1.
2) Proceed. of the Roy. Soc. 1874, pag. 243.
3) Lehrbuch der Physiol. Wien 1891, S. 28 f.
4) Anat. Anzeiger V., 1890, S. 277 f.
5) Ebendaselbst V., 1890, S. 601 f.
6) British med. Journ. 1890, I., pag. 1233.

zur Neubildung weisser Blutkörperchen in gar keiner Beziehung stehen, sondern wahrscheinlich dem Zerfalle entgegengehen.

Auch gegen diese Ergebnisse wurden eine Reihe von Einwendungen geltend gemacht, von denen ich jedoch an dieser Stelle nur jene erörtern will, die sich auf die Neubildung der weissen Blutkörperchen beziehen und auch für diese eine mitotische Theilung postuliren.

Seitdem Flemming[1]) in seiner bekannten Arbeit auch für die Leukocyten in den Lymphdrüsen die Neubildung durch Mitose in Anspruch genommen hat, wurde die gleiche Anschauung in einer grossen Reihe von seither erschienenen Arbeiten vertreten[2]). Ich will hier nun auf jene Arbeiten nicht weiter eingehen, welche sich mit der mitotischen Theilung der Leukocyten innerhalb der Blutzellen bildenden Organe beschäftigen. Ich habe meinen Standpunkt in dieser Frage bereits in den vorausgehenden Abschnitten eingehend erörtert; ich will mich hier vielmehr auf die Besprechung jener in letzterer Zeit erschienenen Arbeiten beschränken, welche sich vorwiegend mit der mitotischen Theilung der Leukocyten ausserhalb der Blutzellen bildenden Organe beschäftigen und unter diesen jene von Flemming[3]), Spronck[4]), Prins[5]), Dekhuyzen[6]) und Wertheim[7]) berücksichtigen.

Flemming hat an verschiedenen Localitäten im Bindegewebe von Salamanderlarven „Wanderzellen" gefunden, von denen einzelne deutliche mitotische Theilung erkennen liessen. Da nun diese Wanderzellen in der Regel in der Nähe von Blutgefässen gelagert waren, da sie eine grosse Uebereinstimmung mit den in den Gefässen vorhandenen Leukocyten darboten, da

1) Archiv für mikrosk. Anat. Bd. 24, S. 50 ff.

2) Vgl. die Literaturzusammenstellung in Ziegler's Beiträgen etc. Bd. X, S. 219.

3) Archiv für mikrosk. Anat. Bd. 37, S. 249 ff.

4) Nederlandsch Tijdschrift voor Geneeskunde. 29. März 1889, Nr. 20. Diese Abhandlung kenne ich nur aus Referaten.

5) G. Prins, Karyokinese in het bloed bij uitgebreide etteringsprocessen. Inaug.-Diss. Utrecht 1890. Prof. Flemming war so liebenswürdig, mir die Arbeit zuzusenden; ich bin ihm dafür zu besonderm Dank verpflichtet.

6) Anatom. Anzeiger VI, 1891, S. 220 f.

7) Zeitschrift für Heilkunde 1891, Bd. XII.

sie weiterhin von den fixen Bindegewebszellen gut unterscheidbar waren, so spricht Flemming die im Bindegewebe vorhandenen „Wanderzellen“ mit grosser Wahrscheinlichkeit als ausgewanderte Leukocyten des Blutes an. Im Zusammenhalte mit seinen früheren Untersuchungen sieht Flemming auch diesen Befund als eine Stütze seiner Anschauung an, dass Leukocyten sich durch Mitose neubilden können, wobei er aber die amitotische Theilung dieser Zellen nicht in Abrede stellt[1]).

Flemming[2]) hat nun selbst die Frage eingehend erörtert, ob die „Wanderzellen“ gleichwerthig mit den im Blute strömenden Leukocyten, oder ob die ersteren nicht Abkömmlinge der fixen Bindegewebszellen sind, mithin einen anderen Ursprung haben, als die letzteren. Flemming liess jedoch diesen Gedanken auf Grund seiner Untersuchungen wieder fallen, er vermag keinen Anhaltspunkt dafür aufzufinden, dass mit Rücksicht auf die Abstammung etwa zwei Arten von Leukocyten zu unterscheiden sind. Auch ich bin über diesen Punkt, allerdings von anderen Voraussetzungen wie Flemming ausgehend, zu einem analogen Ergebnisse gelangt.

Ich habe bereits in einer früheren Untersuchung[3]) und auch im Vorausgehenden eingehend darauf hingewiesen, dass die Kerne der einkernigen Leukocyten eine chemisch differente Zusammensetzung gegenüber anderen sich durch Mitose theilenden Zellkernen besitzen, und die Gründe erörtert, welche für das Auftreten der Amitose in solchen Kernen, die der Hauptmasse nach Nucleolin (Pyrenin), und das Auftreten der Mitose in solchen sprechen, die der Hauptmasse nach Chromatin (Nuclein) enthalten. Wenn es nun ausser den amitotisch sich theilenden (nucleolin[pyrenin-])führenden auch mitotisch sich theilende Leukocyten giebt, was ja nach Flemming anzunehmen ist, so musste ich auf Grund meiner Untersuchungen auch chromatin-(nuclein-)führende Leukocyten voraussetzen. Da ich nun aber auf Grund meiner bisherigen Befunde einen Uebergang der einen Substanz in die andere nicht nachweisen, mithin auch eine Entstehung der einen Leukocyten aus den anderen nicht annehmen

1) Vgl. Ziegler's Beiträge etc. Bd. X, S. 246.

2) a. a. O. S. 259 f.

3) Ziegler's Beiträge etc. Bd. X, S. 243 f.

konnte, so lag auch für mich der Gedanke nahe, die etwa vorhandenen chromatin(nuclein-)haltigen und sich mitotisch theilenden Leukocyten von den anderen nucleolin(pyrenin-)haltigen und sich amitotisch theilenden Leukocyten abzutrennen.

Ich habe nun bereits im Vorausgehenden darauf hingewiesen, dass bei der Untersuchung der Lymphdrüsen eine Reihe von Bildern zur Beobachtung kamen, die in Folge einer gewissen äusseren Aehnlichkeit der Kernform und der Anordnung der „chromatischen" Kernsubstanz den Gedanken einer Abstammung der Leukocyten aus den fixen Elementen der genannten Organe nahe legte, mithin aus chromatin(nuclein-)führenden und sich mitotisch theilenden Zellen. War diese Vermuthung richtig, dann mussten innerhalb der Lymphe zweierlei Arten von Leukocyten gefunden werden, von denen erwartet werden durfte, dass sie durch das geschilderte Verhalten gegen Platinchlorid unterschieden werden können. Es wurde daher Kaninchenlymphe, die in vorsichtiger Weise mit Vermeidung jeglichen Druckes auf die grossen mesenterialen Lymphdrüsen aus den abführenden Lymphgefässen oder aus dem Ductus thoracicus unter gleichen Cautelen entnommen wurde, in 0,1 % Platinchlorid übertragen, das gebildete Sediment in der höher oben bereits (pag. 525 f.) geschilderten Weise untersucht. Ich konnte nun in derartigen Präparaten bloss die typischen Formen der Leukoblasten und Erythroblasten, niemals aber solche Zellformen finden, die schon ihrer Grösse und sonstigen höher oben geschilderten Eigenschaften nach als Abkömmlinge der fixen Zellen in den Lymphdrüsen hätten bezeichnet werden müssen[1]). Solche kommen aber oft in ganz beträchtlicher Menge in der Lymphe zum Vorschein, sobald ein mehr minder starker Druck auf die Lymphdrüsen bei der Gewinnung der Lymphe ausgeübt wird, und sind daher wohl mit grösster Wahrscheinlichkeit als herausgedrückte fixe Zellen der Lymphdrüsen, nicht aber als ein normaler Bestandtheil der Lymphe anzusprechen.

---

1) Man könnte die Annahme machen, dass die Abkömmlinge der fixen Zellen bei ihrem Uebertritt in die Lymphe die Eigenschaften der Erythroblasten annehmen, so dass sie von diesen nicht mehr unterschieden werden könnten. Das wäre aber meines Erachtens eine Annahme, die, soweit ich sehen kann, weder zu beweisen, noch zu widerlegen ist.

Aehnlich wie bei den Lymphdrüsen dürfte es sich wahrscheinlich auch bei den anderen Blutzellen bildenden Organen verhalten. Es liegt mithin vorläufig wenigstens kein halbwegs gesicherter Beweis für die Anschauung vor, dass dem Blute zwei Arten von Leukocyten zugeführt werden, von denen die eine sich amitotisch, die andere sich mitotisch theilt.

Während es also für Flemming auf Grund seiner Untersuchungen höchst wahrscheinlich ist, dass alle Leukocyten des Blutes Abkömmlinge gewisser mitotisch sich theilender lymphatischer Elemente der hämatopoetischen Organe darstellen, dass auch die „Wanderzellen" höchst wahrscheinlich ausgewanderte Leukocyten und nicht frei gewordene Bindegewebszellen sind, haben mir die soeben kurz skizzirten Beobachtungen wohl gleichfalls einen Anhaltspunkt für die Anschauung erbracht, dass die dem Blute zufliessenden Leukocyten sämmtlich von der gleichen Abstammung, nämlich Abkömmlinge der amitotisch sich theilenden Leukoblasten sind, sie weisen darauf hin, dass im Blute mitotisch sich theilende Leukocyten nicht enthalten sind.

Wie sind denn nun aber doch die mitotisch sich theilenden „Wanderzellen" Flemming's aufzufassen, da ich sie als ausgewanderte Leukocyten nicht anzusprechen vermag?

Zunächst wird man wohl daran denken dürfen, dass einzelne derselben aus dem Blutstrom in das Gewebe gelangte Erythroblasten darstellen können. Ich habe dieser Vermuthung bereits bei einer anderen Gelegenheit[1]) Ausdruck gegeben, Flemming[2]) wendet sich ganz entschieden gegen eine solche Deutung; ich will die von Flemming angeführten Bedenken nur kurz erörtern. Zunächst ist es immerhin möglich, was übrigens auch Flemming zugiebt, dass die Erythroblasten auch ohne eigene amöboide Beweglichkeit aus der Gefässbahn herausgelangen, ich halte es aber nicht, wie Flemming, für ausgeschlossen, dass sie auch im Gewebe unter der Einwirkung des Säftestromes ihren Standort wechseln können. Ich vermag daher in dem Umstande, dass die in Mitose begriffenen „Wanderzellen" auch fernab von Gefässen im Gewebe gefunden werden, keinen Grund gegen die Auffassung derselben als Erythroblasten zu erblicken. Ebenso

1) Sitzungsber. der k. Akad. d. Wiss. in Wien 1883 etc., S. 384 f.
2) a. a. O. S. 262 f.

wenig scheint es mir nöthig zu sein, dass gleichzeitig mit den Erythroblasten, falls dieselben durch Diapedese die Gefässbahn verlassen, auch reichlich rothe Blutzellen austreten müssen, die man thatsächlich niemals neben den in Mitose begriffenen Wanderzellen vorfindet. Es ist doch immerhin möglich, dass Erythroblasten allein die Gefässbahn verlassen können, oder dass, wenn sie dieselbe in Gemeinschaft mit rothen Blutkörperchen verlassen, für die Fortschaffung der letzteren andere Verhältnisse obwalten könnten, als für jene der ersteren.

Doch ich will mich hierbei, und auch bei der Frage der „localen Blutbildung“ nicht länger aufhalten. Ich will durchaus nicht behaupten, dass die in Mitose begriffenen „Wanderzellen“ Flemming's Erythroblasten sind, ich möchte nur darauf hinweisen, dass einzelne derselben es sein können, und mithin nicht mitotisch sich theilende Leukocyten sein müssen.

Aber es liegt noch eine weitere und, wie ich glaube, sogar eine berücksichtigenswerthere Möglichkeit für die Deutung der genannten Zellenart vor, die Flemming gleichfalls erwähnt, die er aber gleichfalls nicht zuzulassen geneigt ist: ich meine die Auffassung derselben als freie beweglich gewordene Abkömmlinge der fixen Gewebszellen. Flemming giebt an, nichts gesehen zu haben, was sich als Stütze für diese Annahme brauchen liesse, er konnte keinerlei Uebergänge von den fixen Bindegewebszellen zu den mobil gewordenen „Wanderzellen“ auffinden. Unter pathologischen Verhältnissen scheint aber der Uebergang fixer Elemente, Epithelien und Bindegewebszellen in mobile junge, sich durch Mitose vermehrende Zellen der Beobachtung weit besser zugänglich zu sein; es liegt über diesen Punkt eine so beträchtliche Anzahl sorgfältiger Untersuchungen vor (Arnold, Marchand, Reinke, Nikiforoff und Andere)[1], dass an der Richtigkeit der Beobachtung wohl kaum wird gezweifelt werden können[2]. Nun wird aber wohl kaum angenommen werden können,

---

1) Vgl. die Literaturangaben bei Nikoforoff, Ziegler's Beiträge etc., Bd. VIII, S. 400 f.

2) Die Fortsatzlosigkeit derartiger junger Elemente wird wohl nicht als ein Beweis gegen ihre Abstammung von fixen Zellen ange-

dass ein derartiger Uebergang nur unter pathologischen, nicht aber auch unter normalen Verhältnissen vor sich gehen kann. Wenn er für den letzteren Fall schwieriger festzustellen ist, so dürfte das wohl zum grösseren Theil in der Seltenheit des Vorkommnisses gegenüber dem ersteren Fall begründet sein.

Ich meine daher, dass positive Befunde über die locale Entstehung von „Wanderzellen" aus fixen Zellen bereits vorliegen, nur wird man nicht die weitere Annahme machen können, dass die aus den fixen Zellen hervorgegangenen jungen mobilen Zellen Leukocyten sind, oder sich in dieselben umwandeln, wenn auch manche äussere Aehnlichkeiten zwischen den mobil gewordenen Abkömmlingen der fixen Zellen und den ein- und mehrkernigen Leukocyten bestehen mögen. Nicht jeder gelappte oder eingebuchtete Kern einer frei im Bindegewebe befindlichen „Wanderzelle" könnte daher auf Grund dieser Auffassung bereits als der Kern eines weissen Blutkörperchens angesehen werden. Ich habe unter den wohl zweifellos fixen Zellen des Lymphdrüsenreticulum zahlreiche eingebuchtete und gelappte Kernformen gesehen (Fig. 14, 18, 20, 23, 25), die an die analog geformten Leukocytenkerne stark erinnern, ohne deshalb schon als solche angesprochen werden zu können. Ich will mit diesen Ausführungen nicht gesagt haben, dass alle „Wanderzellen" mobil gewordene Abkömmlinge der fixen Zellen darstellen, es dürfte wahrscheinlich auch unter ihnen echte Leukocyten geben, die mit den Leukocyten des Blutes identisch sind. Aber anderseits wird man auch auf Grund dieser Ausführungen nicht jede „Wanderzelle", ob sie nun in Mitose begriffen ist, oder nicht, als ein weisses Blutkörperchen oder als einen Abkömmling desselben ansprechen können. Es segelt eben, und das ist ja ein Gedanke, dem schon mehrfach Ausdruck gegeben wurde[1]), unter der Flagge der „Wanderzellen" so manches, was nicht Leukocyt ist und auch zu den Leukocyten nicht in Beziehung steht. Diese Ausführungen sollten nur dar-

---

sehen werden können. Flemming (Zellsubstanz etc. S. 253) giebt selbst an, dass der Körper fixer, in Theilung begriffener Bindegewebszellen erhebliche Formveränderungen durchmacht und dass die Fortsätze bei manchen dieser Zellen sehr spärlich sind, bei anderen aber durch den Zellkörper verdeckt liegen können.

1) Vgl. Arnold, Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 30, S. 267, sowie die Zusammenstellung daselbst S. 282 ff.

auf hinweisen, dass ich aus dem Befunde mitotisch sich theilender „Wanderzellen" einen Rückschluss auf die Theilung und Neubildung weisser Blutkörperchen nicht ziehen könnte.

Bereits Denys hatte in seiner Arbeit über das Knochenmark der Vögel angegeben, dass gelegentlich Zellen mit eosinophilen Granulationen oder Stäbchen zur Beobachtung kamen, welche exquisite mitotische Theilungsfiguren darboten. Bizzozero hatte am gleichen Objekte diesen Befund bestätigt; in letzterer Zeit hat auch Dekhuyzen mitotische Theilung in eosinophilen Zellen aus dem Stroma seröser Häute bei Fröschen, also in freien Zellen, beschrieben, und auch H. F. Müller giebt an, in den eosinophilen „Markzellen" des Meerschweinchens und in analogen Gebilden aus dem leukämischen Blute des Menschen, die, wie oben erwähnt wurde, gleichfalls als Markzellen angesprochen werden, mitotische Theilung constatirt zu haben. Da nun die Gegenwart der eosinophilen Granulationen als ein sicheres Kriterium für die Erkennung dieser Zellen als Leukocyten angesehen wurde, so war damit eine weitere Stütze für die Anschauung gegeben, dass die Leukocyten sich auch durch Mitose theilen können.

Ich habe nun bei der Untersuchung des Knochenmarkes von Säugethieren sehr genau an Sublimatpräparaten auf diesen Punkt geachtet und bisher nicht in einer einzigen eosinophilen Zelle mitotische Theilung auffinden können. Nichts destoweniger zweifle ich durchaus nicht an der Richtigkeit der eben angeführten Beobachtungen, nur dürfte 1) die Gegenwart mitotischer Figuren in eosinophilen Zellen an der genannten Localität wohl nicht eben oft constatirt werden können, was ja auch von Denys[1]) angeführt wird, und 2) scheint mir die Gegenwart eosinophiler Granulationen durchaus kein so sicheres Kriterium für die Diagnose einer extravasculär gelegenen Zelle als Leukocyt zu sein, als das in den angeführten Arbeiten angenommen wird. Ehrlich[2]) hat ja für den Frosch selbst die Möglichkeit betont, dass eosinophile Granulationen in modificirten fixen Bindegewebs-

1) a. a. O. S. 220.

2) Arch. f. Anat. u. Physiol. (physiol. Abth.) 1879, S. 579.

zellen vorhanden sein können, was von Dekhuyzen allerdings nicht anerkannt wird. Ich selbst habe im Knochenmark von Kaninchen in vereinzelten Fällen eosinophile Granulationen in Zellen angetroffen, die ich ihrer Lage und Beschaffenheit nach nur als fixe Zellen ansprechen kann[1]); weiterhin fand ich bei Mäusen in dem Bindegewebe um die Lymphdrüsen herum theils fixe, theils freie (extravasculäre) Zellen mit den gleichen Granulationen. Ich möchte mir nun bezüglich dieser freien Zellen mit den α-Granulationen keinen bestimmten Schluss auf ihre Leukocytennatur gestatten, da auch hier dieselben Verhältnisse in Betracht kommen, die oben für die Abstammung der mitotischen „Wanderzellen" erwähnt wurden. Die Beziehungen der freien „Wanderzellen", welcher Art immer dieselben auch sein mögen, zu den im Blute strömenden Leukocyten und zu den Gewebszellen überhaupt müssen noch als recht dunkele bezeichnet werden, hier sollte nur darauf hingewiesen werden, dass ich auch den Befund mitotischer Theilungen in ausserhalb der Blutbahn gelegenen Zellen mit eosinophilen Granulationen nicht als einen stringenten Beweis für die mitotische Theilung in Leukocyten ansehen kann.

Was nun die Arbeiten von Spronck und Prins anbelangt, so werde ich mich hauptsächlich nur auf die Erörterung der letzteren Untersuchung beschränken, soweit dies meine lückenhaften holländischen Sprachkenntnisse zulassen, da nur die Arbeit von Prins mir im Orginale vorlag, und da sie ja im Wesentlichen eine Bestätigung und Erweiterung der Untersuchung von Spronck enthält. Spronck sowohl als auch Prins finden in Querschnitten aus der mit Blut gefüllten und in passender Weise behandelten Vena cava inferior von ausgewachsenen Kaninchen in farblosen Zellen, die als Leukocyten angesprochen werden, exquisite karyokinetische Figuren und schliessen daraus auf eine mitotische Neubildung der Leukocyten auch im strömenden Blute. Die Menge dieser mitotischen Leukocyten wird von Spronck mit 0,19‰, von Prins mit 0,18‰ angegeben, bei ausgebreiteten Eiterungsprocessen findet Prins eine Steigerung der Menge der

---

1) Den fixen Zellen innerhalb der Blutzellen bildenden Organe mit Einschluss der embryonalen Leber dürfte für die Frage der Riesenzellenbildung und der Phagocytose eine weit grössere Bedeutung zukommen, als man dies gegenwärtig in der Regel annimmt.

Mitosen auf 0,26—0,54% an der gleichen Localität und bringt dieselbe in Zusammenhang mit der vermehrten Neubildung von Leukocyten und der dadurch bedingten entzündlichen Leukocytose bei Eiterungsprocessen.

Der Nachweis so reichlicher mitotischer Zellen in den untersuchten Gefässquerschnitten ist gewiss von Belang, zumal nach der Beschreibung und Abbildung von Prins der von Roux[1]) den Befunden von Spronck gegenüber ausgesprochene Verdacht ausgeschlossen erscheint, dass es sich nicht um echte Mitosen gehandelt habe, sondern um mehr diformirte Kerne, die nur an Mitose erinnern. Auch eine Verwechslung mit mehrkernigen Leukocyten liegt bei Prins gewiss nicht vor, obzwar die scharfe Unterscheidung, wie auch Prins[2]) bemerkt, manchmal Schwierigkeiten macht, und gelegentlich nicht durchgeführt werden kann.

Es wird wohl diesen Befunden von Spronck und Prins gegenüber Alles darauf ankommen, 1) ob die in Mitose begriffenen Zellen wirklich Leukocyten sind und 2) ob sie dem strömenden Blute angehören.

Es liegt ja sehr nahe daran zu denken, dass die im Blute der Vena cava inferior nachgewiesenen mitotischen Zellen, falls sie dem strömenden Blute angehören, der Reihe der Erythroblasten zuzuzählen sind, zumal ja im Blute des genannten Gefässbezirkes auf Grund meiner Untersuchungen[3]) Erythroblasten wahrscheinlich in wechselnden Mengen vorhanden sein können. Fand ich doch im Blute der Vena portae beim Kaninchen Erythroblastenmengen, die zwischen 2,7—16,2% schwankten. Allein Prins anerkennt überhaupt nicht die Sonderung der farblosen (hämoglobinfreien) lymphoiden Zellen der Blutzellen bildenden Organe und des Blutes in Erythroblasten und Leukoblasten, für ihn sind alle einkernigen farblosen Lymphoidzellen der genannten Localitäten „einkernige Leukocyten", und weiterhin glaubt er den Befund der starken Zunahme der mitotischen Zellen in Gefässquerschnitten bei Eiterungsprocessen nicht mit der Annahme in Uebereinstimmung bringen zu können, dass in Neubildung begriffene Vorstufen der

1) a. a. O. S. 258.

2) a. a. O. S. 42 f.

3) Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien 1887, Bd. 95, III. Abth., S. 142 f.

rothen Blutkörperchen vorliegen. Was nun den ersten Punkt, die scharfe Trennung der Leukoblasten und Erythroblasten anbelangt, so will ich mich hier in eine nochmalige Aufzählung aller der zahlreichen Gründe nicht einlassen, die mich, und vor mir und nach mir auch andere Autoren, zur Aufstellung hämoglobinfreier Vorstufen der rothen Blutkörperchen und zur Sonderung derselben von den Leukocyten veranlasst haben. Ich bin in der Anschauung, dass eine solche Aufstellung und Sonderung gerechtfertigt ist, durch meine Beobachtungen an den Krebsblutkörperchen und durch die Ergebnisse dieser Untersuchung nur noch wesentlich bestärkt worden, und ich glaube auch, dass diese Aufstellung und Sonderung kaum zu umgehen ist, wenn man die Neubildungsverhältnisse der rothen und der weissen Blutkörperchen, und nicht blos jene der weissen Blutkörperchen berücksichtigt. Die Aufstellung hämoglobinfreier Vorstufen der rothen Blutkörperchen ist ja schon, worauf ich am Schlusse dieser Mittheilung nochmals hinweisen werde, eine recht alte Anschauung, die auch gegenwärtig wieder allmählich Boden gewinnt, und es ist abzuwarten, ob Prins auch mit Rücksicht auf die neuern diesen Gegenstand betreffenden Untersuchungen von Howell, O. van der Stricht und mir bei seiner starren Negation verharrt.

Für mich kann ein Zweifel darüber nicht obwalten, dass möglicher Weise ein Theil der von Prins gefundenen Mitosen als Erythroblastenmitosen aufzufassen sind, allein ich muss anderseits Flemming[1]) beipflichten, wenn er es mit Beziehung auf die Resultate Spronck's, und das Gleiche gilt ja auch für Prins, nicht für möglich hält, die von den beiden Autoren gemachten Befunde ausschliesslich auf Erythroblastenmitosen zu beziehen.

Ich kann aber die Vermuthung nicht unterdrücken, dass vielleicht ein nicht unbeträchtlicher Theil der von Spronck und Prins beschriebenen mitotischen Zellen nicht dem strömenden Blute angehört. In dieser Vermuthung werde ich wesentlich durch zwei Momente bestärkt. 1) Habe ich im Blute aus der Vena cava inferior eines Kaninchens, das ich in Platinchloridlösung (0,1 $^0/_0$) auffing und auf Mitosen untersuchte, unter 5000 gezählten farblosen Zellen (Leukocyten und Erythroblasten) nicht

1) Arch. f. mikrosk. Anat. XXXVII, S. 269 f.

eine einzige Mitose gefunden. Ich will aber durchaus nicht behaupten, dass das für alle Kaninchen Geltung hat und ich bezweifle durchaus nicht, dass auch im strömenden Blute des genannten Gefässes mitotische Zellen (Erythroblasten) in wechselnder Zahl vorkommen können. 2) Gerade der Umstand, dass ich in dem aus der Ader entleerten Blute unter einer so grossen Anzahl farbloser Zellen keine Mitosen auffinden konnte, während Spronck und Prins bei Fixirung des Blutes innerhalb des Gefässes und bei Zählung der farblosen Zellen auf Querschnitten bereits unter einer weit geringeren Anzahl solcher Zellen Mitosen auffanden, gerade dieser Umstand legte mir die Vermuthung nahe, dass vielleicht ein Theil der von Prins gesehenen Mitosen nicht dem strömenden Blute, sondern möglicher Weise der Gefässwand selbst angehörte. Ich war vorläufig noch nicht in der Lage, das Blut im Gefässe in der von Prins angegebenen Weise untersuchen zu können, und erwähne die soeben ausgesprochene Vermuthung nur deshalb, weil mir eine Angabe von Prins auf eine solche Annahme hinzuweisen scheint. Prins[1]) giebt nämlich an, dass er bei seinen Beobachtungen verschieden grosse Leukocytenmitosen im Gefässquerschnitt gesehen hat, von denen die grossen deutliche, die kleinen aber nur undeutliche mitotische Figuren erkennen liessen. Ich habe aber sowohl in den Blutzellen bildenden Organen als auch in der Kaninchenlymphe die vorhandenen Mitosen der Lymphoidzellen durchwegs gleich gross, oder vielmehr gleich klein angetroffen, wie ich das früher bereits auseinandergesetzt habe. Die grossen Mitosen mit den deutlichen mitotischen Figuren konnten durchwegs als fixe Mitosen erkannt werden, die unter gewissen früher bereits erörterten Bedingungen auch in die Lymphe hineingelangen können. Es scheint mir nun bei den Angaben von Prins, sofern ich sie richtig verstanden habe, nicht ausgeschlossen, dass die verschieden grossen im Querschnitt gefundenen Mitosen auch verschiedenen Zellenarten angehört haben, worüber ich jedoch vorläufig nähere Angaben nicht machen kann. In welcher Weise die von Prins constatirte Zunahme der mitotischen Zellen bei Eiterungsprocessen aufzufassen ist, werden erst weitere Untersuchungen ergeben müssen. Als auffällig wird es

---

1) a. a. O. S. 54/55.

wohl bezeichnet werden dürfen, dass es Prins[1]) bei seinen Kaninchen, die in Folge der Eiterungsprozesse so zahlreiche (Leukocyten-)Mitosen in dem Gefässquerschnitte zeigten, nicht gelang, durch Zählung der Leukocyten im Blute mit dem Thoma-Zeiss'schen Apparate eine Leukocytose nachzuweisen, trotzdem er gerade auf Grund des Befundes reichlicher Mitosen bei diesen Thieren eine starke Neubildung von Leukocyten voraussetzt. Prins vermuthet, dass bei Kaninchen wegen der im Allgemeinen schon unter normalen Verhältnissen stark wechselnden Anzahl von Leukocyten eine Vermehrung derselben nicht gut zu constatiren sein dürfte. Ich kann dagegen nur bemerken, dass ich verschiedene Formen der experimentellen Leukocytose bei Kaninchen in sehr starkem Grade zu erzeugen im Stande bin, worauf ich bei einer anderen Gelegenheit näher einzugehen beabsichtige.

Vorläufig kann ich aber die Resultate der Untersuchungen von Spronck und Prins nicht als beweiskräftig dafür ansehen, dass, wie Prins meint, die scharfe Unterscheidung zwischen Leuko- und Erythroblasten zu verwerfen ist, und dass die in gewissen Gefässabschnitten von Spronck und Prins aufgefundenen Mitosen ausschliesslich auf die Neubildung von Leukocyten zu beziehen sind.

Bezüglich der Angaben von Wertheim kann ich mich kurz fassen. Wertheim findet im Blute menschlicher Embryonen aus dem Herzen, der Milz und der Leber zahlreiche mitotische Figuren in hämoglobinfreien Zellen, die als weisse Blutkörperchen angesprochen werden, und ebenso findet er in dem aus der Fingerbeere entnommenen leukämischen Blute des Menschen nicht sehr zahlreiche, aber doch immerhin eine grössere Anzahl mitotischer Zellen, die er als in Neubildung begriffene Leukocyten deutet. Wertheim acceptirt zur Deutung seiner Befunde die von H. F. Müller über die Blutbildung gewonnenen Resultate, dessen Untersuchungsmethode er gleichfalls verwendet hat. Dieselben Bedenken und Einwendungen, die ich gegen die Angaben von Müller an einer anderen Stelle geltend gemacht habe, hege ich nun auch gegen die Deutung von Wertheim. Die von Wertheim angeführten Beobachtungen über das Vorkommen mitotischer Figuren in hämoglobinfreien Zellen des Blutes

1) a. a. O. S. 83.

und der Blutzellen bildenden Organe unter normalen und pathologischen Verhältnissen sind ja bereits sehr häufig gemacht worden; Wertheim hat keinerlei neue Gesichtspunkte dafür eröffnet, dass diese hämoglobinfreien Zellen als Leukocyten anzusprechen sind. Die theilungsreife ruhende Zelle Müller's stellt auch für Wertheim den Ausgangspunkt einer Zellenreihe dar, aus welcher sich rothe und weisse Blutkörperchen entwickeln. Ich habe mich bereits andernorts über die Deutung dieser „Mutterzelle" ausgesprochen, und finde auch bei Wertheim keine neue Begründung, weshalb man nach seinem eigenen Ausspruche[1]) diese Mutterzelle an den Anfang der Entwicklungsreihe setzen „muss". Für mich wenigstens besteht dieses „muss" nicht, und es sind auch die Beobachtungen Wertheim's, soweit ich zu beurtheilen vermag, nicht im Widerspruche mit den von mir entwickelten Anschauungen über die Blutzellenneubildung. Auf die Verhältnisse des embryonalen Blutes soll hier nicht nochmals zurückgegriffen werden; gerade im Embryonalblut, allerdings in früheren Stadien, als sie von Wertheim untersucht wurden, kommen die Charaktere der Erythroblasten besonders gut zur Geltung, und bei der regen Bildung rother Blutkörperchen im Embryonalblute steht der Auffassung, so weit ich sehen kann, nichts im Wege, dass die Angaben Wertheim's sich auf Erythroblastenmitosen beziehen.

Was nun die Befunde Wertheim's am leukämischen Blute anbelangt, so ist nach der eigenen Angabe Wertheim's[2]) die Zahl der im Blute vorfindlichen Mitosen nicht ausreichend zur Erklärung der leukämischen Zellenneubildung. Wertheim erwähnt ja selbst einen Fall sogenannter lymphatischer Leukämie, bei welchem er gar keine Mitosen im Blute auffinden konnte, und er übersieht, dass von mir und auch von Biondi[3]) und Roux[4]) bei genauer Blutuntersuchung in mehreren Fällen von Leukämie, die nicht der sogenannten lymphatischen Form angehörten, keine Mitosen im Blute aufgefunden wurden. Auf keinen Fall kann also hiernach der Befund von Mitosen hämoglobinfreier Zellen im leukämischen Blute als zum Wesen der Leukämie gehörig angesprochen werden.

1) a. a. O. S. 25. S. A.
2) a. a. O. S. 31. S. A.
3) Archivio per le scienze med. Vol. XIII, Nr. 13.
4) Literaturangabe höher oben.

Die zahlreichen Mitosen aber, die innerhalb der Blutzellen bildenden Organe auch bei der Leukämie vorhanden sein können, sind für die Auffassung, dass eine vermehrte Neubildung von Leukocyten an diesen Stellen stattfindet, nicht beweiskräftig, da schon unter normalen Verhältnissen an den gleichen Localitäten massenhaft Mitosen aufgefunden werden, deren Deutung ich im Vorausgehenden bereits erörtert habe.

Auf weitere Details der Wertheim'schen Untersuchung kann an dieser Stelle nicht eingegangen werden. Nur ein für die Auffassung der Leukämie wesentlicher Punkt sei hier noch berührt. Die von mir gemachte Angabe, dass im leukämischen Blute die Zahl der einkernigen Leukocyten gerade umgekehrt, wie unter normalen Verhältnissen, über die mehrkernigen Formen überwiegt, wird auch von Wertheim bestätigt. Ich hatte Wahrscheinlichkeitsgründe dafür beigebracht, dass dieser Befund als der Ausdruck einer verminderten Umwandlung der einkernigen in mehrkernige Leukocyten im leukämischen Blute anzusehen sei. Wertheim[1]) hingegen schliesst sich dieser Auffassung nicht an und findet, dass dieser Befund auch aus dem von ihm geschilderten Entwicklungsgang der Blutzellen „ganz verständlich" ist. Nach Wertheim[2]) „muss" es wieder ganz natürlich erscheinen, dass bei der abnormen Proliferation der Leukocyten die jungen Formen i. e. die einkernigen an Zahl stark hervortreten. Auch dieses und noch manches andere „Muss" Wertheim's kann ich nicht anerkennen. Wenn die einkernigen Leukocyten im leukämischen Blute im Sinne Wertheim's wirklich jungen proliferirenden Formen angehören, warum ist denn dann doch die Proliferation dieser Zellen durch Mitose im Blute nicht reichlicher, als sie selbst von Wertheim gefunden wurde?

Ich wiederhole also, dass mir bis jetzt keine Angabe aufgestossen ist, welche mit zwingender Nothwendigkeit auf eine Neubildung der Leukocyten durch Mitose hinweisen würde.

Ich kann diese Arbeit nicht schliessen, ohne nicht noch mit wenigen Worten auf die zwar nicht vergessene, aber doch,

1) a. a. O. S. 31.
2) a. a. O. S. 32.

wie mir scheint, nicht hinlänglich beachtete Arbeit von A. Kölliker[1]) zurückzukommen, die ich als das Fundament unserer gesammten Kenntnisse über Blutzellenbildung bezeichnen möchte. Alles was seither über diesen Gegenstand geleistet wurde, ist, meiner Meinung nach, nur ein weiterer Ausbau, mehrfach sogar nur eine einfache Wiederholung, oder eine mit den heutigen besseren technischen Hilfsmitteln ermöglichte bessere Begründung der bereits von Kölliker ermittelten Thatsachen. Kölliker hat bereits „den Uebergang der farblosen Zellen des Leberblutes in farbige Blutkörperchen wirklich gesehen, und zwar in einer Stufenreihe, die nichts zu wünschen übrig lässt“, so dass er sich für berechtigt hält, diesen Uebergang als eine „begründete Thatsache“ anzusprechen. Allerdings geht aus den Angaben von Kölliker nicht mit voller Sicherheit hervor, dass diese „farblosen Zellen“, die sich in rothe Blutkörperchen innerhalb der Embryonalleber umwandeln, nicht identisch mit den eigentlichen Leukocyten sind, die von Kölliker als farblose Zellen im vorgerückteren Zustande bezeichnet werden. Es ist mir wohl bekannt, dass vielfach geradezu die Angaben Kölliker's jenen Befunden beigerechnet werden, durch welche ein Uebergang der weissen Blutkörperchen in rothe wahrscheinlich gemacht wird. Aber einzelne Bemerkungen Kölliker's weisen doch auf eine Trennung seiner „farblosen Zellen“ von den weissen Blutkörperchen hin, vor allem der Umstand, dass er die „farblosen Zellen“ in grosser Menge nur innerhalb des Leberblutes, schon etwas weniger zahlreich im Blute der V. cava inferior und im Herzen fand, im übrigen Gefässsystem befanden sich die farblosen Zellen „immer im vorgerückteren Zustande“[2]). Ich glaube daher mit grosser Wahrscheinlichkeit die Entdeckung jener Zellenart, die ich als Erythroblasten zu bezeichnen vorgeschlagen habe, auf Kölliker zurückführen zu können.

Kölliker hat aber auch weiterhin bereits die Betheiligung der Lymphdrüsen, oder vielmehr gewisser innerhalb des Ductus thoracicus enthaltener Lymphkörperchen an der Bildung rother

1) A. Kölliker, Ueber die Blutkörperchen eines menschlichen Embryo und die Entwicklung der Blutkörperchen bei Säugethieren. Zeitschr. f. ration. Medizin 1846, Bd. IV, S. 112 ff.

2) a. a. O. S. 130.

Blutkörperchen erkannt[1]). Er führt bereits an, dass im Ductus thoracicus zwei Formen von Lymphkörperchen enthalten sind. Die eine Form, nach Kölliker die grösseren Zellen, erleiden im Blute eigenthümliche Veränderungen, indem sie in „mehrkernige" Formen übergehen. „Statt des einfachen Kernes, den fast alle in den Lymphgefässen besitzen, treten im Blute 2—4 und selbst noch mehr, oft ohne alle Zusätze sichtbare Kerne in denselben auf, die bald rund und regelmässig gestaltet, noch ganz den einfachen Kernen gleichen, bald unregelmässig, eckig, eingeschnürt und namentlich blass, sehr von denselben abweichen." Kölliker glaubt, dass es sich hierbei nicht um „endogene Kernbildung", sondern um „ein von selbst sich einstellendes Zerfallen eines einfachen Kernes" handelt, ebenso hält er die ganze Zelle im Blute „ihrem Untergange nahe". Die von mir entwickelte Auffassung über die Umwandlung der Leukoblasten in die „mehrkernigen", dem allmählichen „Zerfalle" bestimmten Leukocyten innerhalb des Blutes unterscheidet sich von Kölliker's Auffassung nur in dem einen Punkte, dass nicht nur die grossen, sondern auch gewisse kleine „Leukoblasten" sich in „mehrkernige Leukocyten" umwandeln können.

Die zweite Form der von Kölliker im Ductus thoracicus unterschiedenen Lymphkörperchen erleidet nach Kölliker im Blute unter Verlust des Kernes sehr rasch eine Umwandlung in kernlose rothe Blutkörperchen, für welche Anschauung von Kölliker eine Reihe von Wahrscheinlichkeitsgründen beigebracht werden. In dieser Beziehung dürften wohl unsere gegenwärtigen Kenntnisse über die Art und Weise dieser Umwandlung eine bessere Stütze erhalten haben, als sie Kölliker mit Hilfe seiner technischen und methodischen Hilfsmittel zu geben im Stande war; die hierauf Bezug nehmenden Beobachtungen wurden bereits von Kölliker als einer der schwierigsten Gegenstände der mikroskopischen Untersuchungen bezeichnet.

Ich hielt mich für verpflichtet, auf die grosse Bedeutung der Arbeit Kölliker's über die Blutzellenbildung hier besonders hinzuweisen.

---

1) a. a. O. S. 147 f.

Nachtrag.

Die während des Druckes dieser Arbeit erschienene Mittheilung von Foà[1]) veranlasst mich zu einigen Bemerkungen über jene Angaben Foà's, die in Beziehung stehen zu den in der vorausgehenden Arbeit angeführten Resultaten. Wie Neumann, so anerkennt auch Foà nicht die von mir im strömenden Blute gewisser Gefässabschnitte nachgewiesenen „gekernten rothen Blutkörperchen". Foà hat durch eine besondere Methode den Nachweis zu führen gesucht, dass in allen „gewöhnlichen"[2]) rothen Blutkörperchen im Centrum Granulationen nachgewiesen werden können, die einen Kern vortäuschen, aber nur eine Abart des ursprünglich vorhandenen Kernes darstellen. Dem gegenüber habe ich nur darauf hinzuweisen, dass die von mir in den rothen Blutkörperchen beschriebenen Kerne nur innerhalb ganz bestimmter Gefässabschnitte nachgewiesen werden können, daher nach Foà's Ausdrucksweise in den „gewöhnlichen" rothen Blutkörperchen gar nicht vorkommen. Die Kernreste, die Foà im Auge hat und die er an anderer Stelle[3]) beschreibt und abbildet, sind dem entsprechend auch keineswegs identisch mit den von mir constatirten Kerngebilden, die nach meiner Auffassung auf die Umwandlung der Erythroblasten in rothe Blutkörperchen im strömenden Blute bestimmter Gefässabschnitte hinweisen.

Auf die Angaben Foà's über die Gegenwart zweier chromatischer Substanzen, einer erythrophilen und cyanophilen, nach dem Verhalten gegen gewisse Farbstoffe, in den Kernen der rothen Blutkörperchen oder in deren Vorstufen, soll an dieser Stelle nicht eingegangen werden. Ich kann aber die Bemerkung nicht unterlassen, dass bei der auch durch die chemischen Untersuchungen constatirten Wandelbarkeit des Kernnucleins (Kossel, Altmann, Malfatti)[4]) die differente Färbung noch nicht der Ausdruck differenter (Chromatin-, Nuclein-)Substanzen zu sein braucht.

---

1) Neue Untersuchungen über die Bildung der Elemente des Blutes. Internation. Beitr. zur wiss. Mediz. Virchow-Festschrift Bd. I, 1891, S. 1 ff. S. A.

2) a. a. O. S. 13.

3) Ziegler's Beiträge etc. 1889, Bd. V, S. 255 f., Tafel VIII.

4) Vgl. Malfatti, Beiträge zur Kenntniss der Nucleine. Zeitschrift für phys. Chemie XVI, 68 f., und die Literaturangaben daselbst.

Was nun die Neubildung der rothen Blutkörperchen anbelangt, so werden die von mir beschriebenen Erythroblasten als Vorstufen der rothen Blutkörperchen auch von Foà acceptirt; ein hämoglobinfreies Protoplasma derselben scheint auch Foà[1]) in einzelnen Fällen beobachtet zu haben. Allein Foà folgert aus seinen vorwiegend an stark vaenesecirten Thieren und an der embryonalen Leber durchgeführten Untersuchungen, dass die mitotische Theilung der Erythroblasten nicht den einzigen Neubildungsmodus für den Wiederersatz der rothen Blutkörperchen bildet. Ausser den erythroblastischen Blutkörperchen unterscheidet Foà noch karyoblastische und blastoblastische[2]) Blutkörperchen. Die ersteren entstehen nach Foà dadurch, dass in gewissen farblosen Zellen einzelner hämatopoetischer Organe erythrophile oder cyanophile Kernbestandtheile in den Zellleib übertreten, welche entweder in diesem oder ausserhalb desselben eine Umwandlung in ein hämoglobinführendes Blutkörperchen mit erythrophilem oder cyanophilem Kern durchmachen. Die in den Zellleib übertretenden Kernbestandtheile bezeichnet Foà im Anschlusse an Gaule als Karyoblasten und die auf diese Weise entstehenden Blutkörperchen als karyoblastische. Die Vermehrung dieser Blutkörperchen geht nach Foà durch einen von ihm als einfache Knospung oder einfache Spaltung bezeichneten Vorgang vor sich. Von diesen karyoblastischen Blutkörperchen sondert Foà weiterhin rothe Blutkörperchen mit einem dicken und vorwiegend cyanophilen Kern ab, der sich durch multiple Knospung vermehrt; diese mit mehrfachen Knospen im Kern versehenen (hämoglobinhaltigen) Zellen bezeichnet Foà als Blastoblasten, „um derart vor Allem die Art und Weise ihrer Proliferation auszudrücken", und die von ihnen abstammenden rothen Blutkörperchen als blastoblastische. Die kreisenden rothen Blutkörperchen stellen daher nach Foà keine histologische Einheit dar, sondern sie werden aus Zellen verschiedener Gattung gebildet.

Ohne in eine eingehende Kritik der Resultate von Foà einzugehen, soll an dieser Stelle vorläufig nur kurz darauf hingewiesen werden, dass die von Foà beigebrachten Beobachtungen, die ihn zur Aufstellung der karyoblastischen und blastoblastischen

1) a. a. O. S. 28. S. A.

2) Eine recht unglückliche Bezeichnung.

Blutkörperchen veranlasst haben, nicht als eindeutig bezeichnet werden können. Schon die Annahme Foà's, dass erythrophile oder cyanophile Kernbestandtheile in den Zellleib übertreten und hier allmählich an Grösse zunehmen (Fig. 3, 1—5, A, B), kann nicht als eindeutig bezeichnet werden. Dass die erythrophilen und cyanophilen Massen im Zellleib auch Reste einer Phagocytose darstellen können, wird zwar von Foà gelegentlich erwähnt, aber bei der Deutung seiner Ergebnisse nicht weiter berücksichtigt; und dass weiterhin aus diesen erythrophilen oder cyanophilen Massen, deren Herkunft aus dem Kerne durchaus nicht erwiesen erscheint, rothe Blutkörperchen hervorgehen, wird zwar von Foà durch Nebeneinanderstellung diesbezüglicher Beobachtungen und Bilder wahrscheinlich zu machen gesucht, allein es ist wohl unmöglich zu entscheiden, ob dieses Nebeneinander wirklich einem Auseinander entspricht.

Was nun die Neubildung der rothen Blutkörperchen durch sogenannte einfache und mehrfache Knospung anbelangt, so möchte ich darauf aufmerksam machen, dass durch die Beobachtungen von Foà die Annahme regressiver Metamorphosen im Kern, die sich durch das Auftreten derartiger Knospen manifestiren können, durchaus nicht ausgeschlossen erscheint. Ich habe bei Foà keinerlei beweiskräftige Momente dafür auffinden können, dass aus der einfachen Knospung bei den karyoblastischen, und aus der mehrfachen bei den blastoblastischen rothen Blutkörperchen thatsächlich neue rothe Blutkörperchen hervorgehen, zumal auch Foà diese beiden Arten der Blutkörperchenbildung nicht in allen Blutzellen bildenden Organen und nicht bei jeder Blutzellenneubildung und auch nicht bei allen Versuchsthieren auffinden konnte. Ich glaube vielmehr und werde hierin namentlich durch Beobachtungen am Blute der embryonalen Leber bestärkt, dass die von Foà beschriebenen Erscheinungen der einfachen und mehrfachen Knospung an den kernhaltigen rothen Blutkörperchen, die übrigens nicht bei allen Untersuchungsmethoden in gleicher Mannigfaltigkeit hervortreten, weit eher mit dem Verschwinden des Kernes in Beziehung zu bringen sind. Mir scheint also weder die Abstammung gewisser rother Blutkörperchen aus den Karyoblasten und die Neubildung der karyoblastischen Blutkörperchen durch einfache Knospung, noch die Abstammung anderer rother Blutkörperchen von den sogenannten Blastoblasten und die Neubildung

der blastoblastischen Blutkörperchen durch mehrfache Knospung hinlänglich gestützt zu sein.

Foà hat übrigens selbst in einer vor wenigen Jahren gemeinsam mit Carbone[1]) veröffentlichten Untersuchung aus der Milz normaler, venaesecirter und solcher Thiere, denen behufs Erneuerung der Milzpulpa die Pfortader oder die Vena splenica ligirt worden war, ganz analoge Zellen beschrieben und abgebildet (Taf. VII, Fig 2ª b, Fig. 8ª a, Fig. 8 (b) Fig. 9), wie er sie in seiner letzten Arbeit zur Grundlage seiner Auffassung über die karyoblastischen Blutkörperchen macht. Die genannten Autoren haben damals[2]) bereits den Gedanken erwogen, ob diese Bilder nicht zur Neubildung der „hämatoblastischen Zellen" in Beziehung stehen. Sie führen aber eingehend alle Gründe an[3]), welche gegen eine solche Auffassung sprechen, und sie konnten schliesslich „den Zweifel nicht gut ausschliessen", dass ein Theil dieser färbbaren Massen im Zellleib „von ausserhalb des Zellenelementes her entstammen", ein anderer Theil aber „die Produkte regressiver Vorgänge sind." Mir scheinen diese Zweifel auch durch die neuen Untersuchungen von Foà nicht behoben zu sein.

Erklärung zu den Abbildungen auf Tafel XXXII—XXXIV.

In sämmtlichen Figuren, mit Ausnahme von Fig. 1 und 2, sind die Erythroblasten roth, die Leukoblasten gelb, die fixen Zellen schwarz gezeichnet. Die näheren Angaben finden sich im Text. Zur Verwendung kamen ausschliesslich Reichert'sche Systeme. Die Figuren 26, 29, 38, 39, 46, 47, 48, 49 sind mit Verwendung eines Abbé'schen Zeichenapparates hergestellt.

Tafel XXXII.

Fig. 1 a, b, c, d. Erythroblasten aus Kaninchenlymphe. $PtCl_4$ 0,1%, ungefärbt. Ap. $1/12''$. Co. 4.

Fig. 2 a—e. Leukoblasten aus Kaninchenlymphe. Sonst wie Fig. 1.

Fig. 3. Mesent. Lymphdrüse. Kaninchen. $PtCl_4$ 0,1%. Safranin, Jodpicrinalcohol (Jpa). Ob. 9. Co. 4. Von der Grenze des Hilusstroma gegen die Marksubstanz.

1) Ziegler's Beiträge etc. 1889, Bd. V, S. 229 ff.
2) a. a. O. S. 249.
3) a. a. O. S. 235 u. 250.

Fig. 4. Mesent. Lymphdr. Weisse Maus. $PtCl_4$ 0,1 %. Safr. Jpa. Ob. 9. Co. 4. Querschnitt durch einen Markstrang und den umgebenden Lymphsinus.

Fig. 5. Mesent. Lymphdr. Kaninchen. $PtCl_4$ 0,1 %. Safr. Jpa. Ap. 1/12". Co. 4. Gruppe fixer Zellen aus einem Lymphsinus.

Fig. 6. Mesent. Lymphdr. Kaninchen. $PtCl_4$ 0,1 %. Safr. Jpa. Ob. 9. Co. 4. Lymphbahn und Lymphsinus aus dem Markgewebe.

Fig. 7. Milz, Kaninchen. $PtCl_4$ 0,1 %. Safr. Jpa. Ob. 9. Co. 4. Aus einem Pulpastrange.

Fig. 8. Mesent. Lymphdr. Kaninchen. $PtCl_4$ 0,1 %. Safr. Jpa. Aus einem Markstrang. Ob. 9. Co. 4.

Fig. 9. Aus einem Peyer'schen Haufen, Coecum, Kaninchen. $PtCl_4$ 0,3 %. Safr. Jpa. 1/12". Ap. Co. 4.

Fig. 10. Milz, w. Maus. $PtCl_4$ 0,1 %. Safr. Jpa. Ap. 1/12". Co. 4. Aus der unmittelbaren Nachbarschaft eines Malpighi'schen Körperchens.

Fig. 11. Wie Fig. 10. Bei A wahrscheinlich eine Lymphcapillare, bei B Pulpagewebe.

Fig. 12. Mes. Lymphdr., w. Maus. $PtCl_4$ 0,1 %. Safr. Jpa. Ob. 9. Co. 4. Aus einem Markstrang.

Fig. 13. Milz. Katze. $PtCl_4$ 0,3 %. Safr. Jpa. Ob. 9. Co. 4. Aus dem Pulpagewebe.

Fig. 14. Mes. Lymphdr., w. Maus. $PtCl_4$ 0,1 %. Safr. Jpa. Ap. 1/12". Co. 4. Aus einem Follikularstrang.

Fig. 15. Wie Fig. 14.

Fig. 16. Mes. Lymphdr. Kaninchen. $PtCl_4$ 0,3 %. Safr. Jpa. Ob. 9. Co. 4. Aus einem Follikularstrang.

Fig. 17—20. Milz, Trit. crist. $PtCl_4$ 0,1 %. Safr. Jpa. Ap. 1/12". Co. 4.

Tafel XXXIII.

Fig. 21—25. Wie Fig. 17—20.

Fig. 26. Mes. Lymphdr. Kaninchen. $PtCl_4$ 0,3 %. Safr. Jpa. Ob. 9. Co. 4. Follikularstrang mit umgebendem Lymphraum. Schwärzliche Pigmentkörner in den Trabekeln.

Fig. 27. Wie Fig. 26. Aus einem breiten Follikularstrang.

Fig. 28. Lymphdr., w. Maus. $PtCl_4$ 0,1 %. Safr. Jpa. Aus einem Follikularstrang. Ob. 9. Co. 4.

Fig. 29. Mes. Lymphdr. Katze. $PtCl_4$ 0,1 %. Safr. Jpa. Ob. 9. Co. 4. Segment eines Flemming'schen Keimcentrum. R — Randpartie.

Fig. 30, 31. Milz. Kaninchen. $PtCl_4$ 0,4 %. Safr. Jpa. Obj. 9. Co. 4. Aus einem Pulpastrang.

Fig. 32. Mes. Lymphdr. Kaninchen. $PtCl_4$ 0,1 %. Safr. Jpa. Obj. 9. Co. 4. Reticuläres Gewebe mit lymphoiden und fixen Zellen aus einem Lymphsinus.

Fig. 33. Mes. Lymphdr. Maus. $PtCl_4$ 0,05 %. Safr. Jpa. 1/12" Ap. Co. 4. Aus einem Lymphsinus.

Fig. 34. Wie Fig. 33.

Fig. 35. Mäuseembryo, 15 mm. Leber. $PtCl_4$ 0,1 %. Safr. Jpa. Ap. 1/12". Co. 4. Erythroblasten und Leberzellen.

Fig. 36. Mäuseembryo, 15 mm. Leber. Wie Fig. 35. Ein grösseres Gefäss mit distinkter Abgrenzung. In demselben Erythroblasten und ein ausgelaugtes kernhaltiges rothes Blutkörperchen bei a, sowie Endothelzellenkerne; ausserhalb desselben eine „mehrkernige" Zelle (Riesenzelle?).

Fig. 37. Eine grössere, wahrscheinlich fixe Zelle mit „tingibeln Körpern" (Flemming). Aus einer mes. Lymphdr. w. Maus. $PtCl_4$ 0,05 %. Safr. Jpa. Obj. 9. Co. 4.

Tafel XXXIV.

Fig. 38. Knochenmark. Taube. $PtCl_4$ 0,1 %. Safr. Jpa. Obj. 9. Co. 4. Zwei grössere Gefässe, die hauptsächlich ausgelaugte kernhaltige rothe Blutkörperchen neben vereinzelten Leukocyten (Lc) und Erythroblasten (Eb) enthalten. Im Parenchym Lc (Markzellen), Leukoblasten (Lb) und Eb.

Fig. 39. Knochenmark. Taube. $PtCl_4$ 0,1 %. Safr. Jpa. Ap. 1/12". Co. 4. Eb. in einem breiten Spaltraum.

Fig. 40. Knochenmark. Taube. $PtCl_4$ 0,1 %. Safr. Jpa. Ap. 1/12". Co. 4. Eb. in schmalen Zügen. Aus dem Parenchym.

Fig. 41. Wie Fig. 40.

Fig. 42 a. Knochenmark. Kaninchen. $PtCl_4$ 0,1 %. Safr. Jpa. Obj. 4. Oc. 3.

Fig. 42 b. Dasselbe Präparat wie Fig. 42 a. Obj. 9. Co. 4.

Fig. 43. Knochenmark. Kaninchen. $PtCl_4$ 0,1 %. Obj. 9. Co. 4. Eb., Lb., Lc. aus dem Parenchym.

Fig. 44. Knochenmark. Katze. $PtCl_4$ 0,1 %. Safr. Jpa. Obj. 9. Co. 4. Eb., kernhaltige Ec. entfärbt, Lc.

Fig. 45. Knochenmark. Kaninchen. $PtCl_4$ 0,05 %. Safr. Jpa. Obj. 9. Co. 4. Eb., Lb. und Lc. aus dem Parenchym.

Fig. 46. Milz. Katze. $PtCl_4$ 0,3 %. Obj. 4. Oc. 5. Malpighi'sches Körperchen. In das Innere des „Keimcentrum" sind die fixen Zellen eingezeichnet, die aber nur mit stärkeren Vergrösserungen erkannt werden konnten. 7 davon waren in Mitose begriffen. In die übrigen Theile sind die fixen Zellen nicht eingezeichnet.

Fig. 47. Theil einer mes. Lymphdr. vom Kaninchen. Unten ein Flemming'sches „Keimcentrum", daran anschliessend links oben ein Gefässquerschnitt. Vertheilung von Eb. und Lb. bei schwacher Vergrösserung. Obj. 4. Oc. 2. $PtCl_4$ 0,1 %. Safr. Jpa.

Fig. 48. Milz. Kaninchen. $PtCl_4$ 0,3 %. Safr. Obj. 5. Oc. 4. Dichte Lagerung von Eb. und Lb. um ein Gefäss herum.

Fig. 49. Mes. Lymphdr. Maus. $PtCl_4$ 0,1 %. Safr. Jpa. Obj. 5. Oc. 2. Pseudofollikuläre Anordnung von Eb. und Lb.

(Aus dem Institute für experimentelle Pathologie in Innsbruck.)

Ueber die eosinophilen Zellen des Kaninchenknochenmarkes.

Von

J. von Scarpatetti, Drd. med.

Im Anschlusse an die Untersuchungen von Löwit[1]) über die Granulationen in den Krebsleukocyten wurde eine Reihe von Beobachtungen über die eosinophilen Zellen des Kaninchenknochenmarkes angestellt, welche den Zweck verfolgten, die bereits von Löwit angedeuteten Beziehungen zwischen diesen beiden Zellgranulationen näher zu prüfen.

Leider war ich durch äussere Verhältnisse verhindert, die Untersuchung ganz zu Ende zu führen; die farbenanalytischen Studien im Sinne Ehrlich's, sowie die Beobachtungen über die Lagerung der α-Zellen im Knochenmarke sollen in Folge dessen, weil unvollendet, keine weitere Berücksichtigung finden. Ich beschränke mich hier nur auf die Mittheilung einiger mikrochemischer Reactionen, die an der α-Substanz der genannten Zellenart vorgenommen wurden.

Eosinophile Zellen kommen bekanntlich im Kaninchenknochenmarke stets in grosser Menge vor.

Ehrlich[2]) und seine Schüler Schwarze[3]), Spilling[4]), Einhorn[5]) und Uthemann[6]) haben auf Grund ihrer Untersuchungen das lymphoide Knochenmark als die alleinige oder

---

1) Ziegler's Beiträge etc. Bd. X, S. 272 f.

2) Archiv für Anat. u. Physiol. (physiol. Abth.) 1879, S. 577. — Zeitschr. für klinische Medic. Bd. I, 1880, S. 553. — Charité-Annalen Bd. XII, 1887, S. 292 f.

3) Ueber eosinophile Zellen. Inaug.-Diss. Berlin 1880.

4) Ueber Bluntuntersuchungen bei Leukaemie. Inaug.-Dissert. Berlin 1880.

5) Ueber das Verhalten der Lymphocyten zu den weissen Blutkörperchen. Inaug.-Diss. Berlin 1884.

6) Zur Lehre von der Leukaemie. Inaug.-Diss. Berlin 1887.

doch hauptsächlichste Bildungsstätte der eosinophilen Zellen angesprochen, während allerdings Müller und Rieder[1]) in einer vor Kurzem erschienenen Arbeit die Massenhaftigkeit der eosinophilen Zellen im Knochenmark auf eine Ablagerung dieser Zellenart in dem genannten Organe zurückzuführen geneigt sind. Ohne auf diesen Punkt näher eingehen zu können, bemerke ich nur, dass die Massenhaftigkeit der α-Zellen im Kaninchenknochenmarke gelegentlich deutliche Schwankungen aufweist. Bei einzelnen Thieren war die Reichhaltigkeit des Markes an diesen Zellen wirklich erstaunlich gross, bei anderen aber war die Menge derselben entschieden geringer, wenn auch bei diesen Thieren immer noch von einer beträchtlich grossen Zahl von α-Zellen im Marke gesprochen werden konnte. Immer aber habe ich den Eindruck bekommen, dass in den verschiedenen Partien des Markcylinders annähernd gleiche Mengen von eosinophilen Zellen vorhanden waren, so dass nicht etwa in einem Abschnitte des Markes grosse Mengen, in irgend einem anderen von demselben Thiere stammenden Markabschnitte jedoch weit geringere Mengen eosinophiler Zellen nachweisbar waren. Ich muss auf diesen Befund, wie sich aus dem Folgenden ergeben wird, einen gewissen Nachdruck legen. Untersucht wurde stets der Markcylinder aus dem Femur.

Die mikrochemischen Reactionen wurden stets am frischen Objecte vorgenommen, für das gehärtete Präparat haben die folgenden Angaben keine Gültigkeit; an diesen (Alcohol- und Sublimathärtung) fallen die Reactionen ganz anders aus, wie mich einige Controllbeobachtungen gelehrt haben. Hierin dürften wohl auch die Differenzen zum Theil wenigstens begründet sein, die zwischen den hier mitzutheilenden Resultaten und den Ergebnissen anderer Autoren bestehen.

Die Untersuchung wurde in der Weise vorgenommen, dass kleine Markstückchen, die nicht grösser als ca. 2—4 mm im Quadrat haben dürfen, möglichst frisch in 3—5 ccm jener Lösungen geworfen werden, deren Verhalten zur eosinophilen Substanz geprüft werden sollte. Die mikroskopische Durchsicht dieser Markstückchen geschah dann in Zupfpräparaten, entweder in dem be-

1) Ueber Vorkommen und klinische Bedeutung der eosinophilen Zellen (Ehrlich) im circulirenden Blute des Menschen. Deutsches Archiv f. klin. Med. 1891, Bd. 48, S. 100 f.

treffenden Reagens selbst oder nach 12—24stündigem Auswaschen im Wasser in dieser Flüssigkeit. Die Erkennung der α-Zellen gelingt bei einiger Uebung ohne jegliche weitere Behandlung schon im ungefärbten Zustande; zur grösseren Sicherheit habe ich aber regelmässig die Färbung der Zupfpräparate in Eosin-Glycerin oder Orange-Glycerin nach Ehrlich's Angaben vorgenommen. Die Färbung kann auf dem Objectträger in dem zu prüfenden Reagens vorgenommen werden, doch ist es dann immer zur Controlle nöthig, sich an gut ausgewaschenen Präparaten zu überzeugen, ob die Färbung durch das verwendete Reagens nicht beinträchtigt wird.

In dem zu prüfenden Reagens bleiben die Markstückchen vor der Untersuchung einige Stunden bei Zimmertemperatur liegen; bei erhöhter Temperatur dürfen die Untersuchungen nicht vorgenommen werden, da schon Temperaturen von 50—60° C. auch in indifferenten Flüssigkeiten (0,7 % Kochsalzlösungen, Wasser), die bei Zimmertemperatur keine Lösung der α-Substanz bewirken, starke Veränderung derselben und vielfach wahrscheinlich Lösung derselben hervorrufen.

Am sichersten fiel die Reaction mit Essigsäure und Mineralsäuren in verschiedenen Concentrationen aus; durch diese wird nämlich die α-Substanz total gelöst, während der Zellleib bei verdünnten Lösungen gut erhalten bleibt und der Zellkern in Folge der Säurewirkung scharf hervortritt. Wenn hier von Lösung der α-Substanz in den Zellen die Rede ist, so ist damit immer nur das Verschwinden der charakteristischen Granula und der charakteristischen Färbung aus der Zellsubstanz gemeint. Das Aussehen der Zellen und das Resultat der Färbung schliesst, wie ich glaube, nach der Säurewirkung den Gedanken aus, als ob das Verschwinden der α-Körnuug nur auf einen Uebergang derselben in eine andere Form innerhalb des Zellleibes zurückzuführen wäre.

Die Prüfung mit verdünnten Alkalien ergab schon kein so eindeutiges Resultat. Die Concentration der angewandten Lösungen war so schwach, dass nicht eine Verquellung oder Auflösung der Zellen überhaupt zu Stande kam; ich verwendete eine Lösung von 0,175 NaOH, von welcher 2 oder 3 Tropfen auf 3—5 ccm Wasser zugesetzt wurden. In dieser verdünnten Natronlauge wurde nun bei einem Kaninchen ein totales Verschwinden

der α-Körnchen constatirt, und auch hier empfing ich den Eindruck, dass es sich um eine Lösung der Körnchen handelt. Bei zwei anderen Kaninchen aber blieben vielfache Granula in den Zellen erhalten, obzwar auch in diesen Fällen zweifellos die Zahl der Zellen mit α-Körnchen entschieden bedeutend abgenommen hatte. Dass das Verschwinden zahlreicher, eosinophiler Zellen nicht auf Unsichtbarkeit durch Verquellung zurückzuführen sei, ergaben Färbungen mit Orange-Glycerin an den genügend ausgewaschenen Markstückchen.

Destillirtes Wasser, Alcohol und Aether liessen auch nach stundenlanger Einwirkung keine lösende Wirkung auf die α-Körner erkennen. Die Granula waren vielfach verbacken, aber gut färbbar, Zeichen einer stattgefundenen Lösung konnten nicht constatirt werden.

Kochsalzlösung von 5—10 %, kohlensaures und phosphorsaures Natron in verschiedener Stärke liessen die gleichen Veränderungen an der α-Substanz erkennen. Die Menge der eosinophilen Zellen hatte in den genannten Reagentien (bei Vergleichung mit Controllpräparaten aus 0,7 % NaCl) entschieden abgenommen, es waren aber immer noch reichlich eosinophile Zellen nachweisbar. Diese aber machten bezüglich der α-Substanz den Eindruck, als ob eine partielle Lösung der Körner stattgefunden hätte. Die Granulationen zeigen nämlich unter normalen Verhältnissen bekanntlich in den meisten Zellen eine sehr charakteristische Anordnung, auf die, da sie schon mehrfach beschrieben wurde, hier nicht weiter eingegangen werden soll. Nach Einwirkung der genannten Reagentien ist davon kaum etwas zu sehen, es sind meistens nur Reste der α-Körner vorhanden, die entweder einseitig dem Kern oder dem Zellrand anliegen, oder die ganz zerstreut im Zellleibe angetroffen werden. Die Zelle selbst ist in der Neutralsalzlösung geschrumpft, in den kohlensauren und phosphorsauren Alkalien leicht gequollen. Es sei noch besonders bemerkt, dass in den genannten Reagentien auch gelegentlich solche Zellen angetroffen wurden, welche bezüglich der α-Substanz gar keine Veränderung in Menge und Anordnung erkennen liessen.

Wurden nun bei allen derartigen Markstückchen, bei denen in Folge der Einwirkung eines der genannten Reagentien eine partielle oder totale Lösung der Substanz wahrscheinlich vorhanden war,

eine Färbung der Zellen in der früher angegebenen Weise vorgenommen, so blieb bei den meisten Zellen, welche dem Aussehen nach noch α-Granula enthielten, die charakteristische Färbung aus, während sie bei einzelnen noch vorhanden war. Bei den ersteren war nur eine schwach gelbe oder schwach rosa Färbung der noch vorhandenen Körner zu erzielen, es machte den Eindruck, als ob die eigentliche, sich tief orange oder dunkelroth färbende α-Substanz aus den Körnern verschwunden und vielleicht ein nur als „Hüll-“ oder „Trägersubtanz“ anzusprechender Bestandtheil zurückgeblieben wäre. Analoge Angaben hat Ehrlich[1]) für das Vorkommen des Glycogens in der Zellsubstanz gemacht.

Die ausgeführten mikrochemischen Untersuchungen lassen nun einen bestimmten Schluss auf die chemische Bedeutung der α-Substanz vorläufig noch nicht zu, vor Allem wäre es aber durchaus nicht statthaft, die eosinophilen Zellen des Kaninchenknochenmarkes in dem gleichen Sinne als globulinbildende einzellige Eiweissdrüsen anzusprechen, wie dies Löwit für die Krebsblutzellen thun konnte. Immerhin sind die Analogien zwischen den Granulationen der Krebsblutzellen und jenen der eosinophilen Markzellen, auf die bereits Löwit aufmerksam gemacht hat, durch diese Untersuchungen gestützt worden[2]), wenn auch eine volle Uebereinstimmung beider vorläufig noch nicht erwiesen erscheint. Ob einzelne der an den eosinophilen Markzellen erhaltenen mikrochemischen Befunde auf einen nicht einheitlichen Charakter der α-Substanz hinweisen, wage ich vorläufig nicht zu entscheiden.

Ich habe auch das Knochenmark von neugeborenen Kaninchen auf den Gehalt an eosinophilen Zellen untersucht, um zu erfahren, ob schon unmittelbar oder doch schon kürzere Zeit nach der Geburt grössere Mengen dieser Zellen im Marke enthalten sind. Bei einem angeblich 12 Tage alten Kaninchen wurden verhältnissmässig nur wenige α-Zellen im Knochenmark constatirt,

---

1) Zeitschrift für klin. Med. Bd. VI, 1883, S. 45.

2) Ich möchte bei dieser Gelegenheit bemerken, dass ich bei Anwendung der von Löwit für die Krebsblutzellen benützten Dahliafärbung auch in zahlreichen eosinophilen Zellen des Kaninchenknochenmarkes „pyrenogene Körper“ nachweisen konnte.

bei einem angeblich 30 Tage alten desselben Wurfes waren sie sehr reichlich vorhanden. Bei einem 8—10 Stunden alten (sicher nicht älteren) Kaninchen wurden bereits α-Zellen in geringer Menge im Marke gefunden und bei diesem Thiere allerdings nur ein einziges Mal die Beobachtung gemacht, dass das aus dem distalen Femurende untersuchte Markgewebe mehr eosinophile Zellen, als das aus dem proximalen Ende gewonnene Mark enthielt. Ein Kaninchen kam unmittelbar nach dem Wurf im Stalle des Institutes zur Untersuchung; im Marke dieses Thieres wurden keine eosinophile Zellen gefunden[1]. Da aber dieses Thier — es war das einzige dieses Wurfes — entschieden nicht normal war und exquisite Zeichen der Maceration darbot, so kann das Fehlen der eosinophilen Zellen nicht als beweisend dafür angesehen werden, dass unmittelbar nach der Geburt diese Zellen im Knochenmark noch nicht enthalten sind.

Zur Kenntniss der Grundsubstanz und der Saftbahnen des Knorpels.

Zur Richtigstellung

von

Dr. Max Wolters,
Assistenzarzt der Klinik für Hautkrankheiten zu Bonn.

In einem Vortrage, den Herr Professor Solger im medizinischen Vereine zu Greifswald gehalten hat[2], besprach er meine unter obigem Titel in diesem Archiv[3]) veröffentlichten Mittheilungen und griff die von mir gezogenen Schlüsse an.

Da ich die mir von Solger gemachten Einwürfe in keiner

1) Dagegen wurden im Leberblute dieses Thieres vereinzelte Zellen mit Granulationen gefunden, die ihrem Aussehen nach an α-Körner erinnerten, doch kann, da eine eingehende Untersuchung nicht stattfand, eine genaue Angabe hierüber nicht gemacht werden.

2) Veröffentlicht „Deutsche medizinische Wochenschrift“ 1891, pag. 1016.

3) Bd. 37, pag. 492 ff.

Hinsicht als richtig anerkennen kann, so muss ich annehmen, dass er Einiges in meiner Arbeit missverstanden hat.

Ich möchte daher noch einmal auf die in meiner Veröffentlichung gegebene Deutung und Erklärung der von mir gesehenen und abgebildeten Strukturbilder des Knorpels eingehen, um eine Verständigung zu erzielen.

Solger hebt hervor, dass die von mir durch Färbung dargestellten Streifensysteme identisch seien mit der „Alkoholstreifung“ des Knorpels und dass dieselben somit wahrscheinlich schon vor der Färbung vorhanden gewesen seien. Ich stimme dem völlig bei und habe diese Meinung auch in meiner Arbeit vertreten, indem ich die durch die Spronk'sche Methode gewonnenen Bilder als übereinstimmend (bis auf die „Höfe“) hervorhob, die doch nur eine Fixirung der Alkoholstruktur darstellen, und ebenso die Identität mit den Aethercollodiumbildern betonte, die ja ebenfalls der Alkoholstruktur entsprechen (vgl. die Zeichnungen meiner Arbeit). Dass diese nach Alkoholbehandlung auftretenden Bilder auch durch die Doppelfärbung (Hämatoxylin-Pikrinsäure) fixirt werden konnten, war ja eben das, was diesen Fall mit interessant machte.

Wenn Alkoholeinwirkung das Auftreten dieser Bilder veranlasst, so kann man zur Erklärung zweierlei annehmen:

1. Die Knorpelgrundsubstanz ist vorher in Wirklichkeit ganz gleichartig; durch Einwirkung des Alkohols entstehen dann in nicht weiter zu erklärender Weise merkwürdige Kunstprodukte, oder

2. der Knorpel ist vorher nur scheinbar gleichartig, und dann treten Dank der Alkoholeinwirkung diese Ungleichheiten hervor. In diesem Falle handelt es sich dann nicht um Kunstprodukte, sondern um natürliche, von Anfang an bestehende Differenzen in der Knorpelsubstanz, die man dann an sich wieder zu erklären haben wird.

Solger nimmt nun Entstehung von Kunstprodukten durch Alkoholeinwirkung an, indem er an bestimmten Stellen eine Schrumpfung der Fibrillenbündel supponirt, durch welche diese aus dem gestreckten Verlaufe in einen wellenförmigen übergehen. Es ist eine solche Veränderung ja denkbar, wenn man auch nicht wird sagen können, warum gerade an den betreffenden Stellen eine solche Schrumpfung eintreten sollte.

Für mich kaum mehr denkbar ist es indessen, dass diese Schrumpfung solche Bilder ergeben soll, wie ich sie dargestellt habe; und dass diese „Alkoholstreifen" sich in der beschriebenen Weise mit Hämatoxylin-Pikrinsäure färben, scheint mir ein directer Beweis dagegen zu sein. Es ist absolut kein Grund einzusehen, warum die wellig verlaufenden Fibrillenzüge sich in dieser Weise anders färben sollten als die gerade verlaufenden, während Lichtbrechungsunterschiede, die ja zur Erklärung der Bilder im ungefärbten Präparate ausreichen, sehr wohl entstehen können. Dazu kommt noch, dass es ganz unerklärt bleibt, warum die Fibrillenzüge an ganz bestimmten Stellen dieses Knorpelstückes so wellig wurden, an anderen nicht, obwohl der Alkohol ganz gleichmässig auf alle Stellen eingewirkt hatte. Soll also wirklich ein welliger Verlauf der Fibrillenzüge zur Erklärung angenommen werden, so folgt als nothwendige Voraussetzung dieser Erklärung, dass schon vor der Einwirkung des Alkohols eine Differenz in den Fibrillenzügen an verschiedenen Stellen des Präparates bestand; und so wird also das Unerklärte nur eine Stufe zurückgeschoben, eine Erklärung aber nicht gegeben.

Wenn ich nun die Streifensysteme als den Ausdruck von Saftbahnen auffasste, so hatte das zunächst nicht in der Färbung seinen Grund, sondern in der eigenthümlichen Verlaufsart der Streifen, in ihren Beziehungen zu den Knorpelhöhlen, dem Periost und den Gefässen. Andererseits schien es mir wohl verständlich, dass Saftbahnen eine solche Färbungsverschiedenheit bedingen könnten.

Die elective Hämatoxylinfärbung muss doch darauf beruhen, dass diese Farbe von Stoffen, die sich in der Grundsubstanz befinden, intensiv festgehalten werde. Wenn nun an bestimmten Stellen weniger von dieser specifisch sich färbenden Grundsubstanz vorhanden ist, so werden diese Stellen heller erscheinen. Jede Stelle, die weniger Hämatoxylin aufnimmt, also heller erscheint, nimmt aber mehr von der diffus färbenden Pikrinsäure auf. So kommt es, dass das Perichondrium gelb ist, seine Kerne dagegen violett, dass die an das Perichondrium angrenzende Knorpelsubstanz nur ganz schwach violett ist, und dass dieser Farbenton nach dem ausgebildeten Knorpel hin zunimmt. Waren nun im Knorpel Saftbahnen vorhanden, die keine eigene Wandung haben, so musste an diesen Stellen die sich specifisch fär-

bende Grundsubstanz spärlicher vorhanden sein, als an den anderen; in Folge dessen musste hier die Violettfärbung schwächer sein oder konnte auch ganz durch die Pikrinsäure verdrängt werden.

Da dieser Gedankengang in meiner Arbeit klar ausgesprochen ist, so verstehe ich nicht, was Solger mit dem folgenden Satze hat sagen und bezwecken wollen: „Auch Herrn Wolters wird es nicht leicht sein. zu erklären, „wie“ die Pikrinfärbung im vorliegenden Falle „zu Stande kommt“. Denn dass es für diese Substanz charakteristisch sei, „stärker mit Flüssigkeit durchtränkte“ Gewebspartien aus flüssigkeitsärmerer Umgebung hervorzuheben, wird man doch kaum behaupten dürfen, wenn man sich ihrer Wirkung auf elastische Fasern, auf verhornte Epidermoidalgebilde (auch solche, die lange in Alkohol gelegen haben) erinnert.“

Wie man sich, angenommen die Streifen sind Saftbahnen, die feinsten Molecularveränderungen bei der Einwirkung des Alkohols auf den Knorpel vorzustellen hat, ist freilich sehr schwer zu sagen: Am natürlichsten würde es scheinen anzunehmen, dass diese Saftbahnen ein molekulares Schwammwerk der Grundsubstanz enthalten, in dessen Höhlen theils die durch Alkohol geronnenen Eiweissstoffe der Lymphe, theils Alkoholmoleküle liegen, welche die Wassermoleküle der Lymphe zu einem mehr oder weniger grossen Theile ersetzt haben werden. In wieweit mit dieser Einwirkung eine Schrumpfung an den Stellen der Saftbahnen verknüpft ist, ob überhaupt eine solche eintritt, darüber lassen sich wohl kaum Vermuthungen aufstellen.

Die mir von Solger supponirte Behauptung, es färbe sich wasserreiches Gewebe intensiv mit Pikrinsäure, habe ich thatsächlich niemals aufgestellt. Es scheint mir daher auch der „spätere Zusatz“ von Solger, welcher im Gegensatz zu dieser mir untergeschobenen Ansicht beweisen soll, dass solche Gewebe Pikrinsäure intensiv aufnehmen, denen möglichst viel Wasser entzogen worden, gar keine Beziehung zu meiner Arbeit zu haben.

Universitäts-Buchdruckerei von Carl Georgi in Bonn.





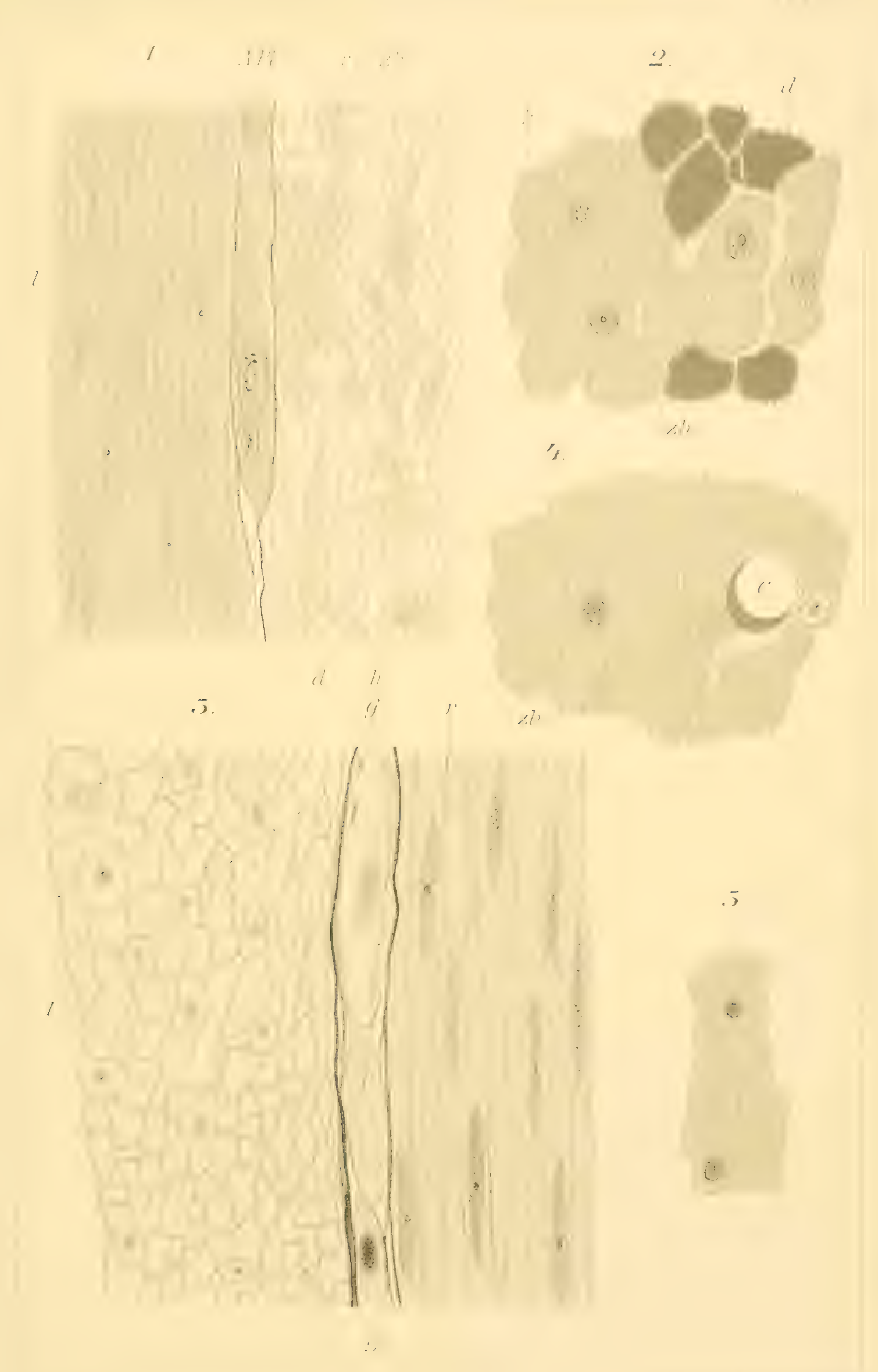



Pi
St
Of
Ev
5.
Sk
E.d
X
B
R
Of

Taf. II.







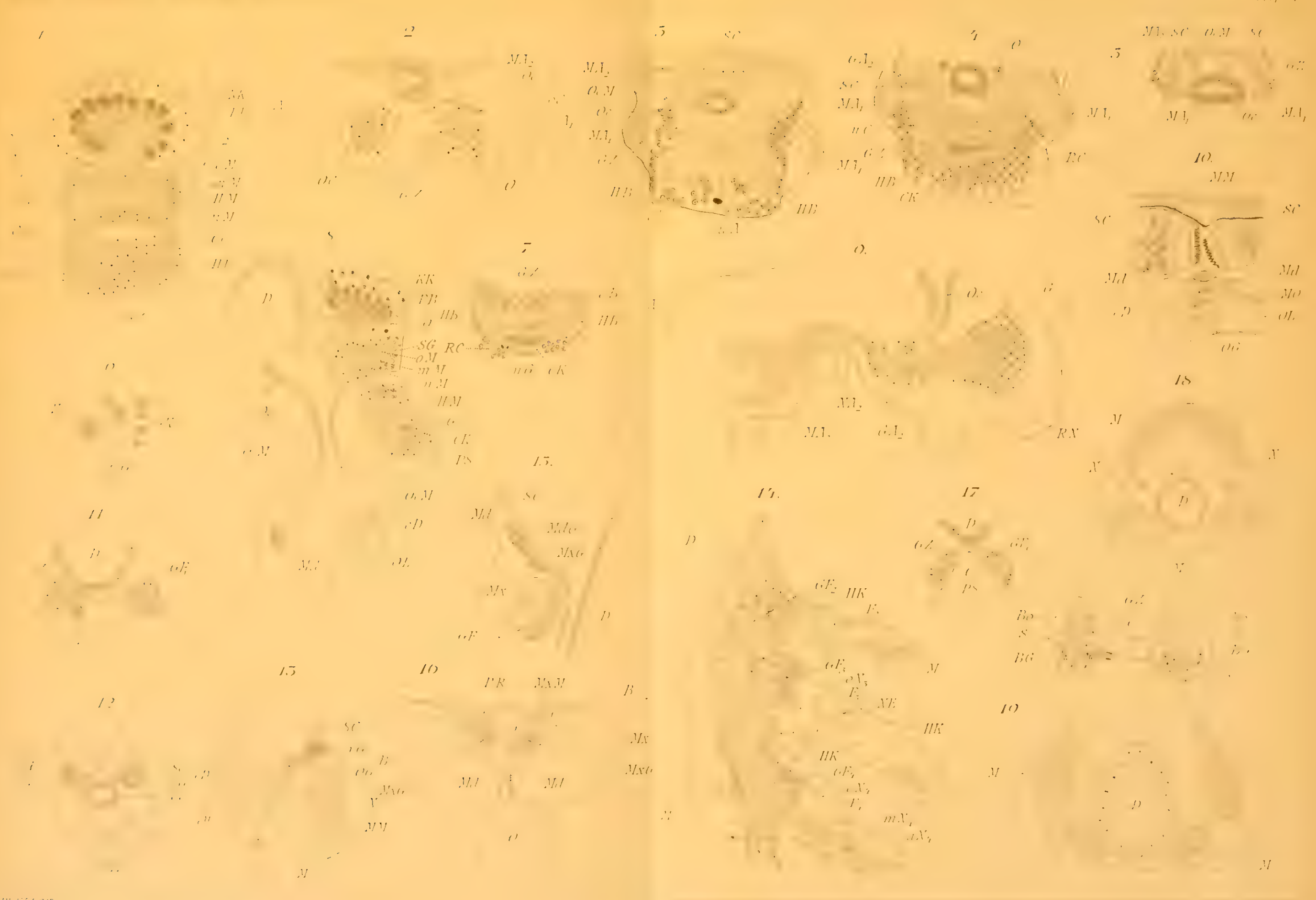








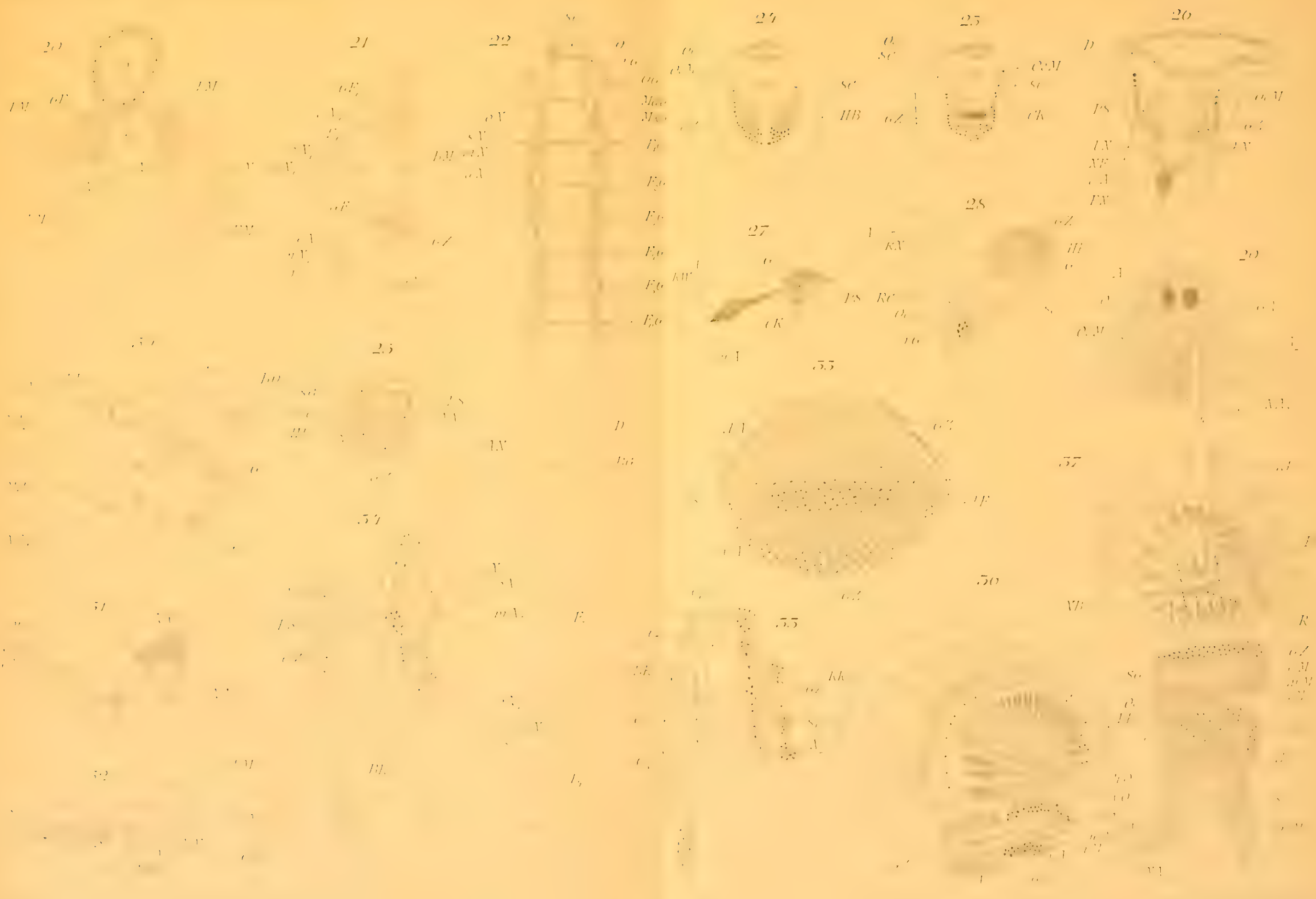








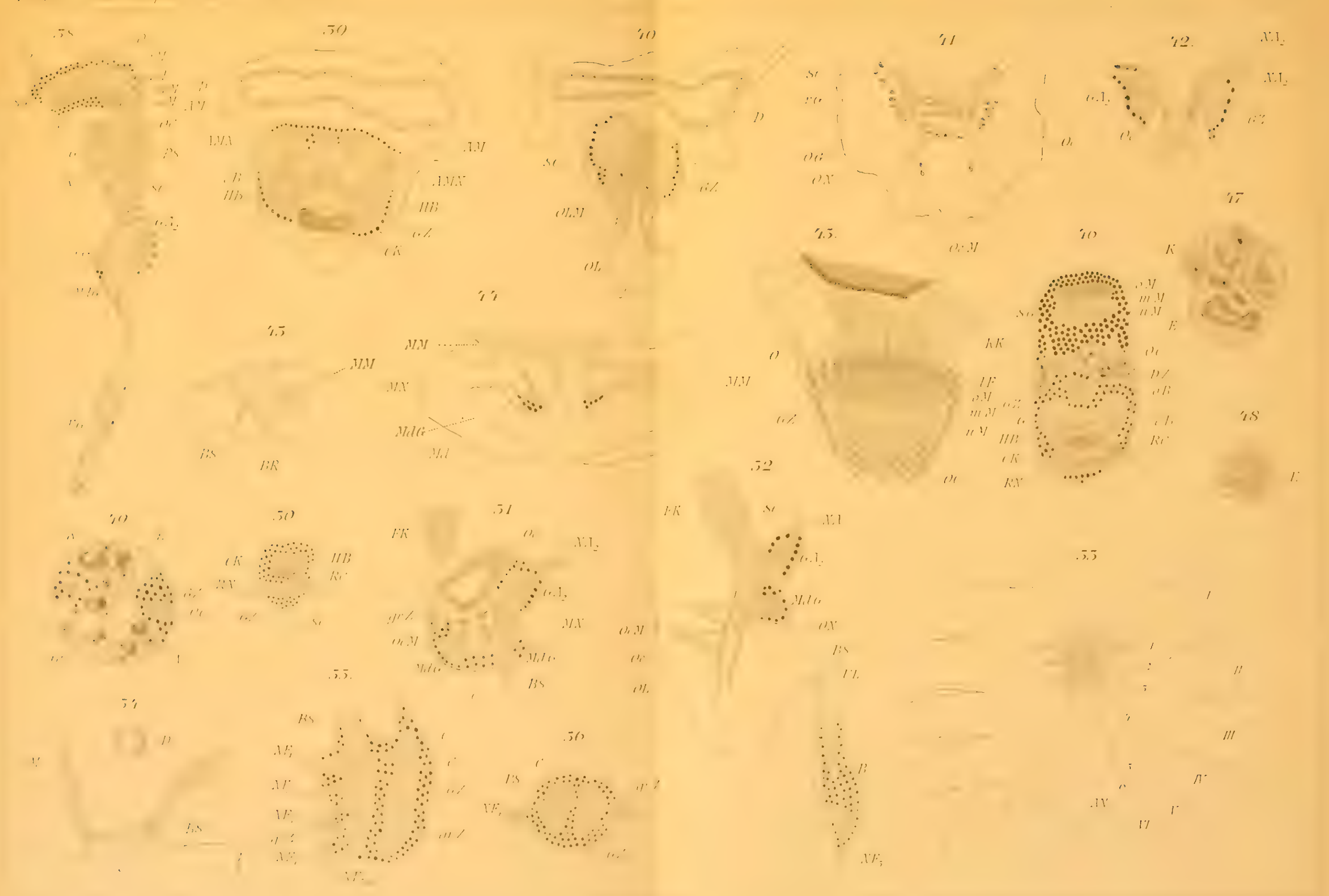






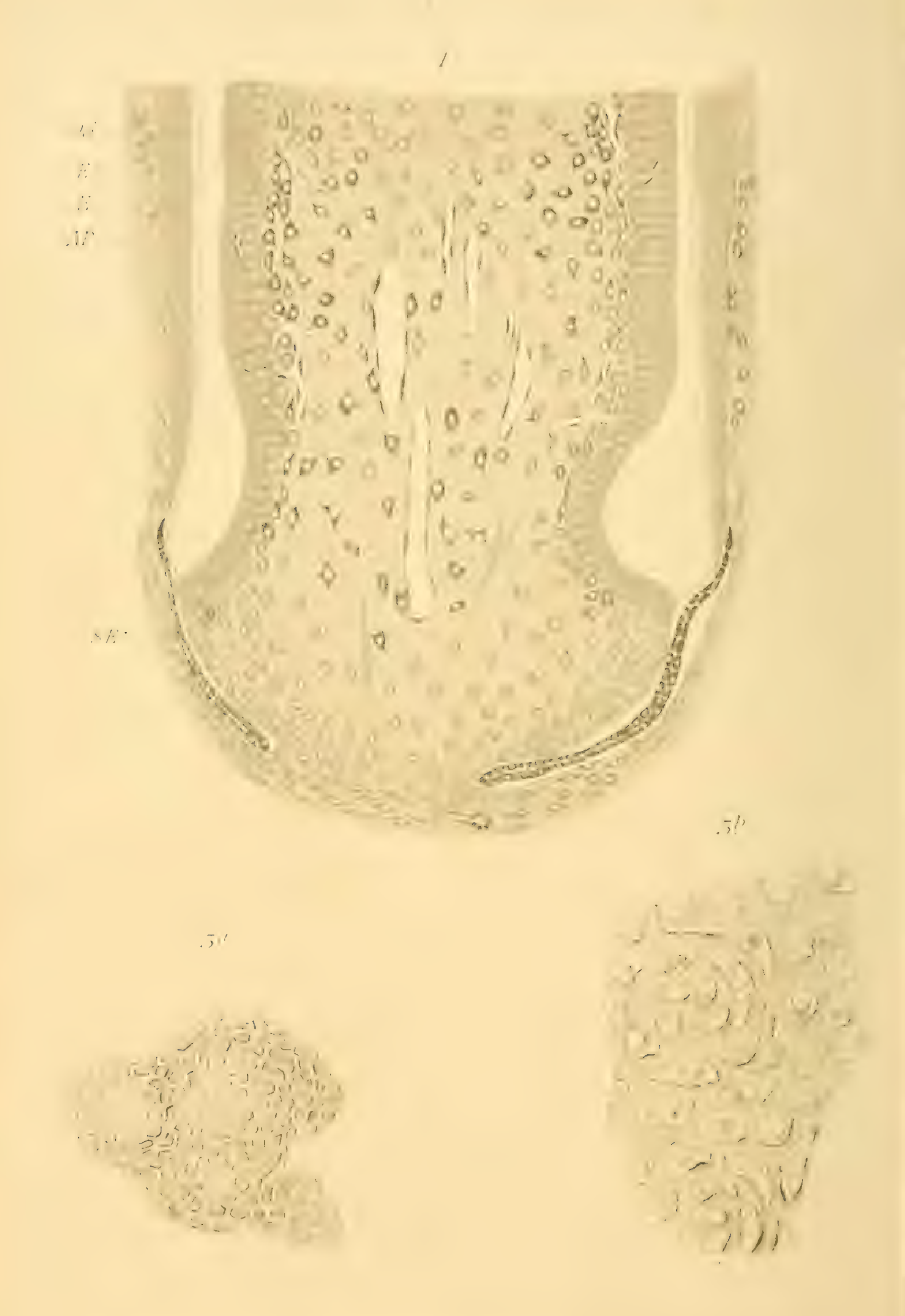


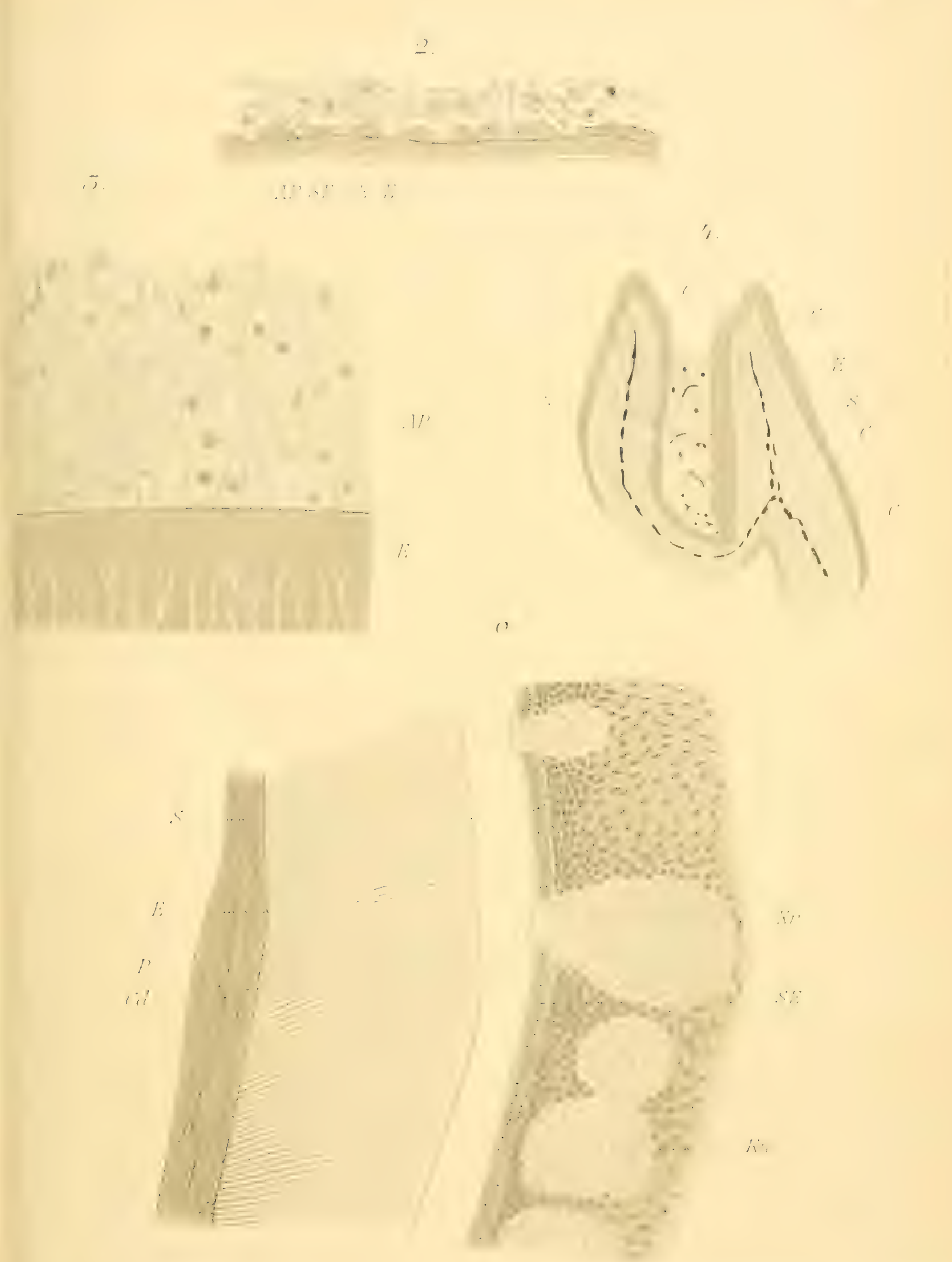








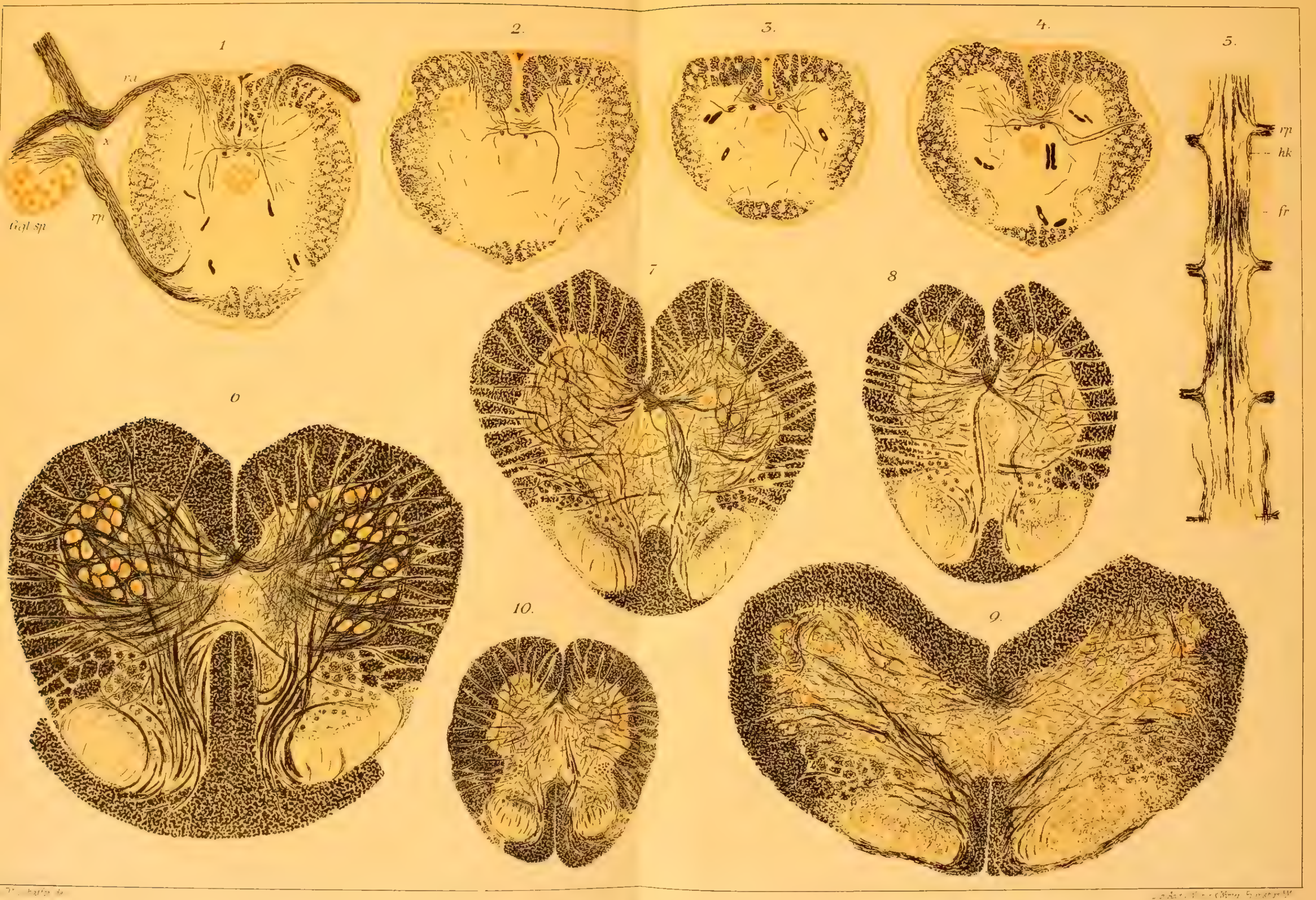

1
5b
5a



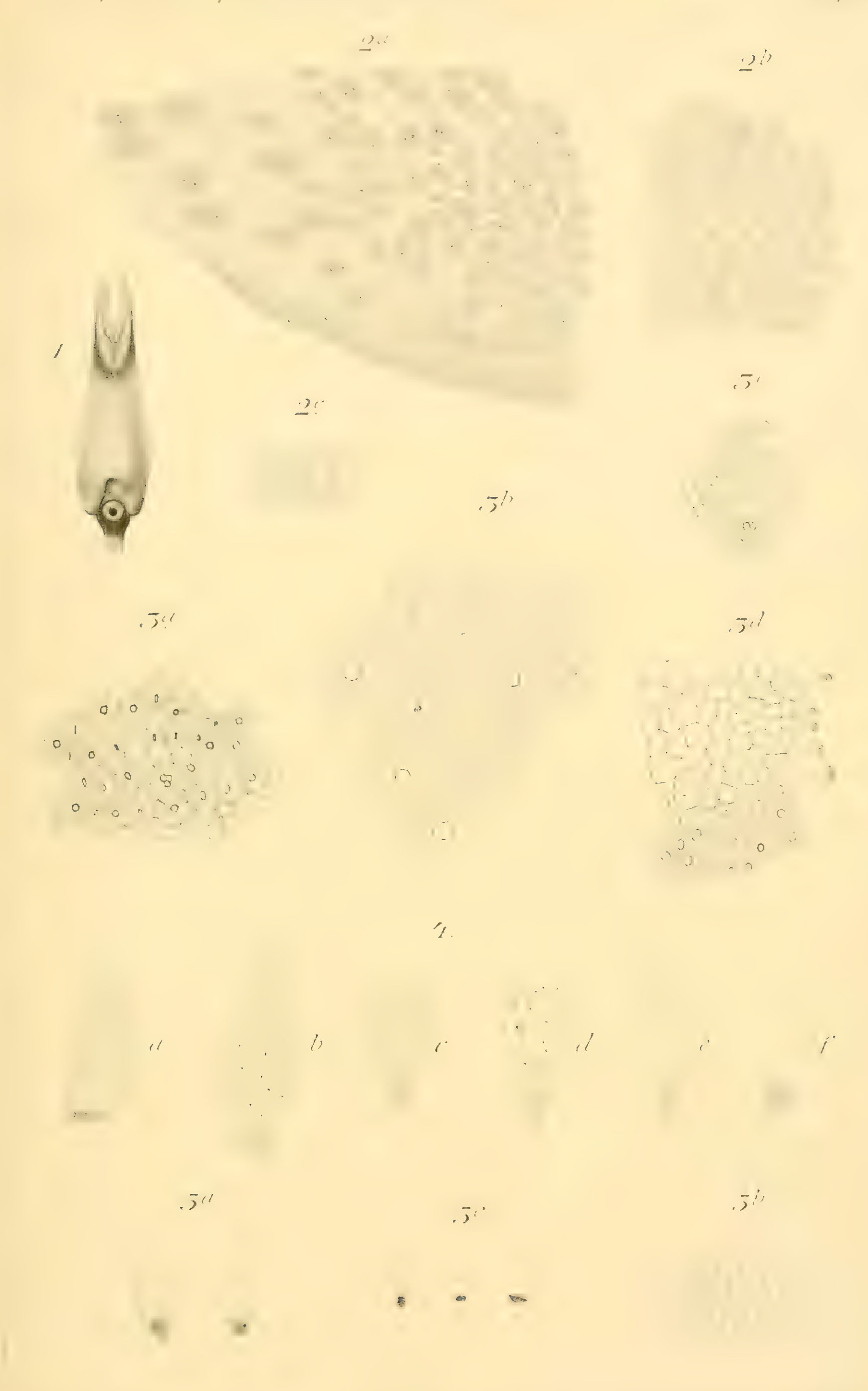







1
2.
3.
4.
5.
6
7
8
9.
10.
ra
x
rp
Ggl sp
rp
hk
fr




2a
2b
1
2c
3c
3b
3a
3d
4.
a
b
c
d
e
f
5a
5c
5b



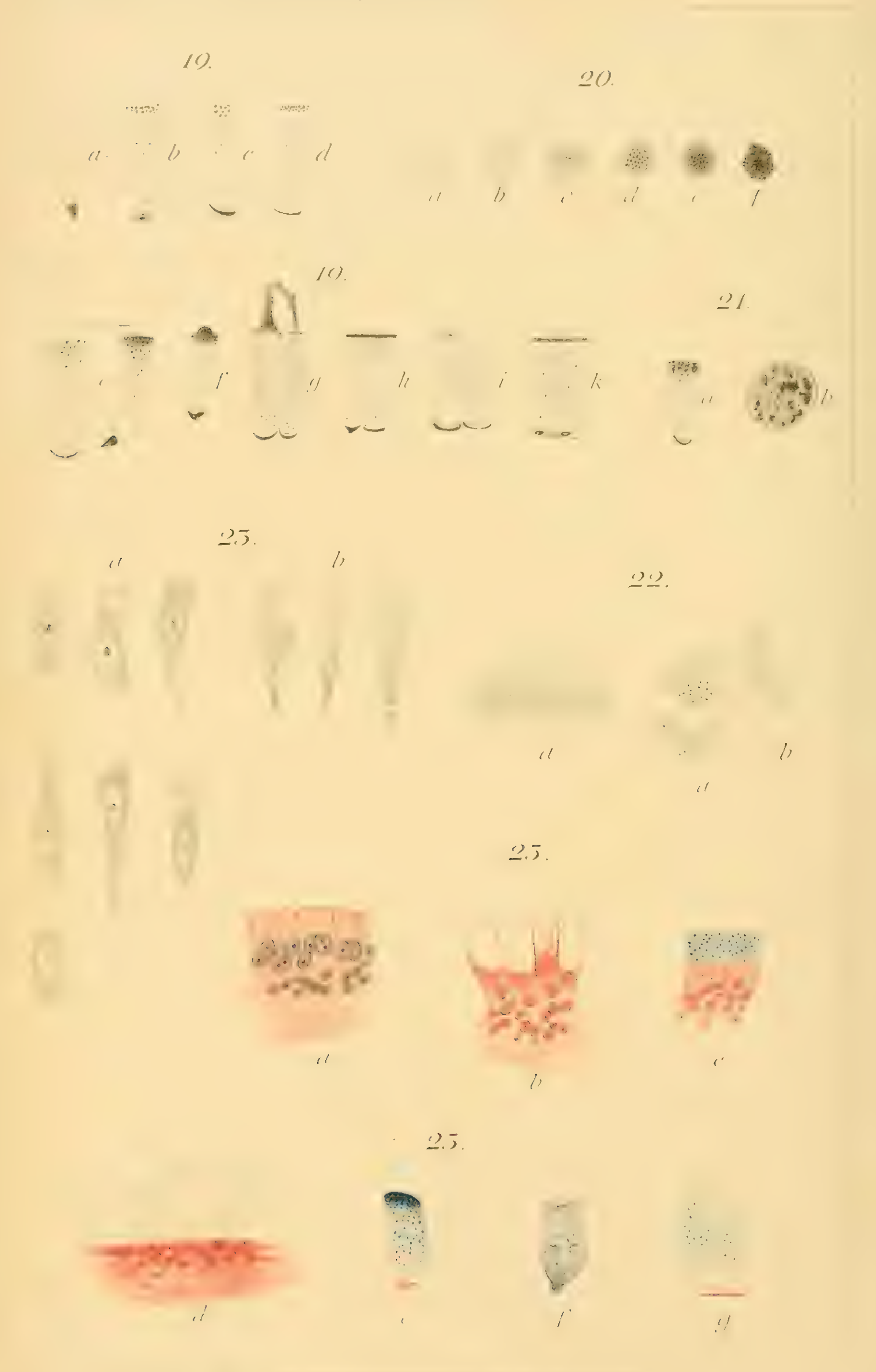

6.
d
a
d
b
c
d
14.
7
a



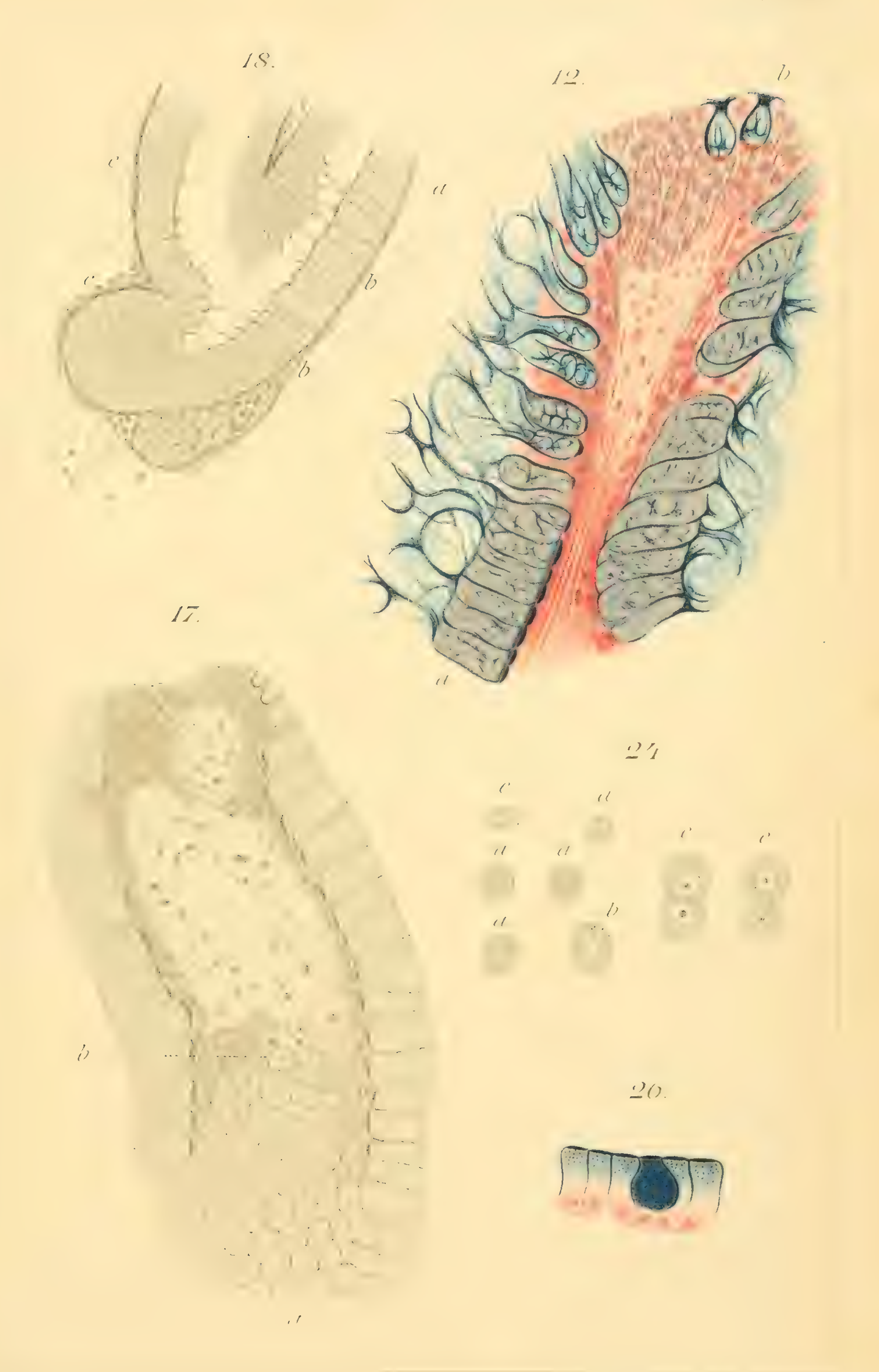

8.
b
a
11.
a
a
b
c
d
e
f
g
h
i
k
l
13a
b
c
d
a
13b
10a
10.
9.
a
b
15.
a
b
16b



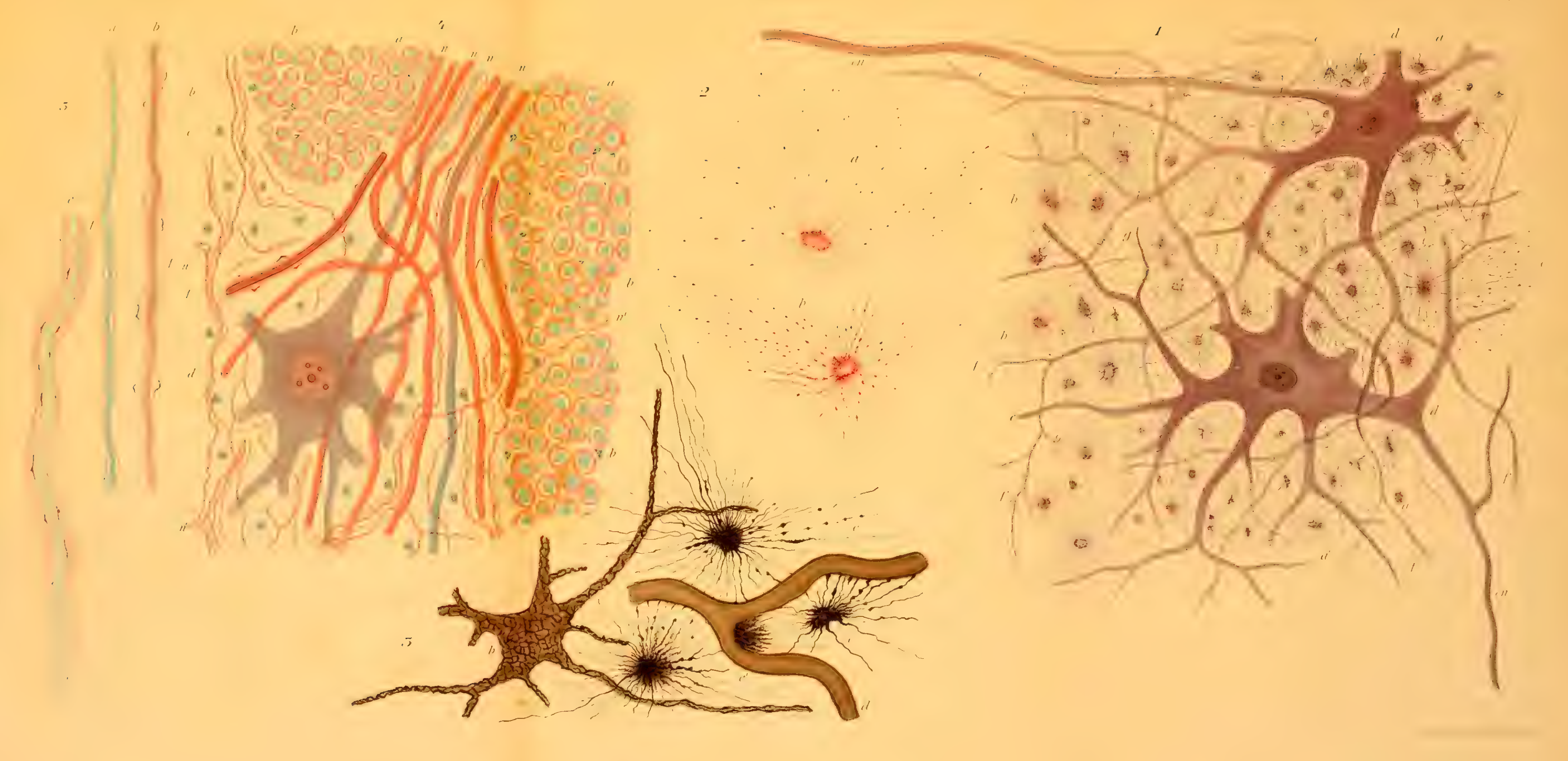



19.
a
b
c
d
20.
a
b
c
d
e
f
10.
e
f
g
h
i
k
21.
a
b
23.
a
b
22.
a
b
a
25.
a
b
c
25.
d
e
f
g

Taf. XIII.






1
2
3
4
5









Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.



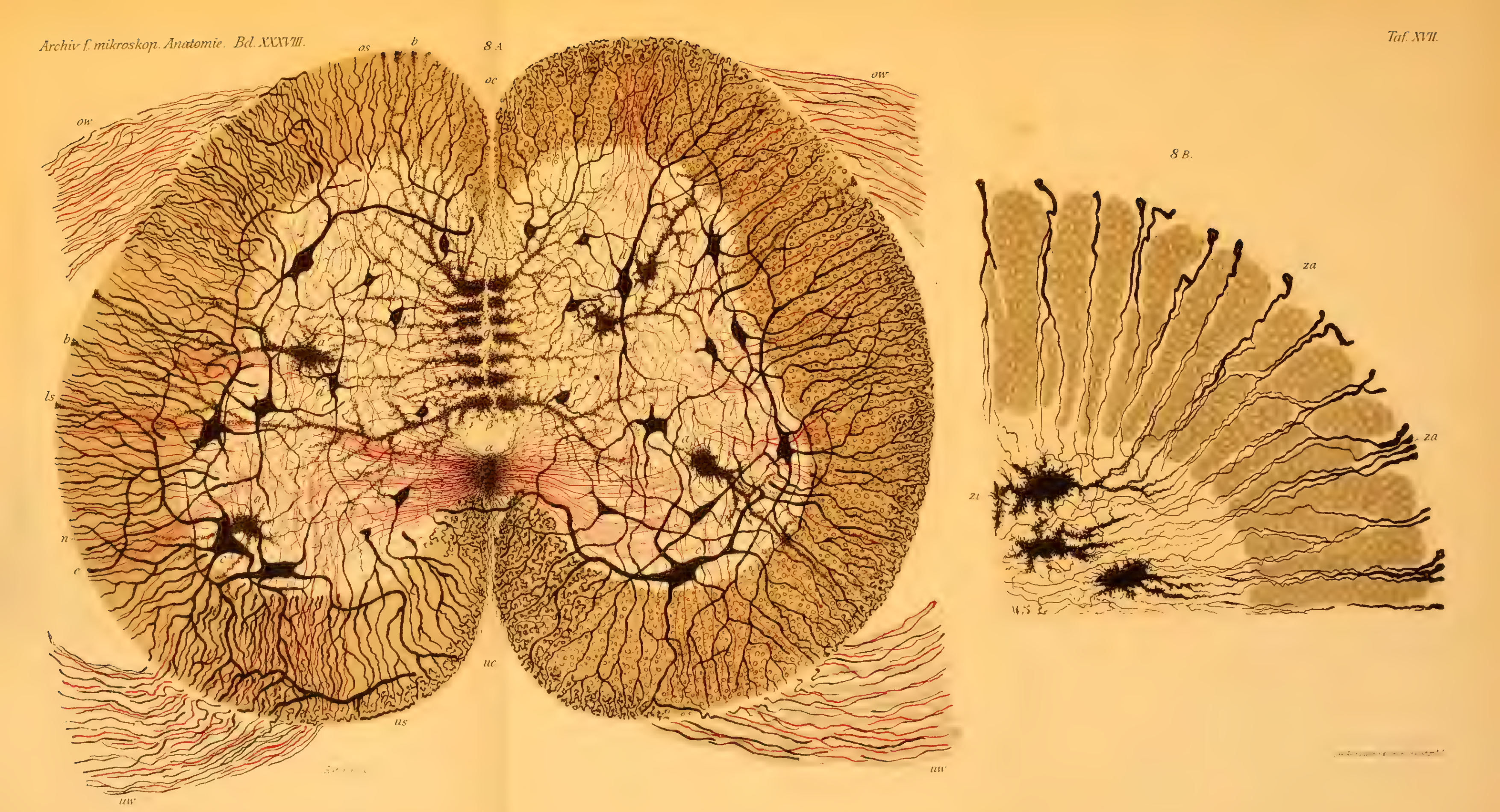




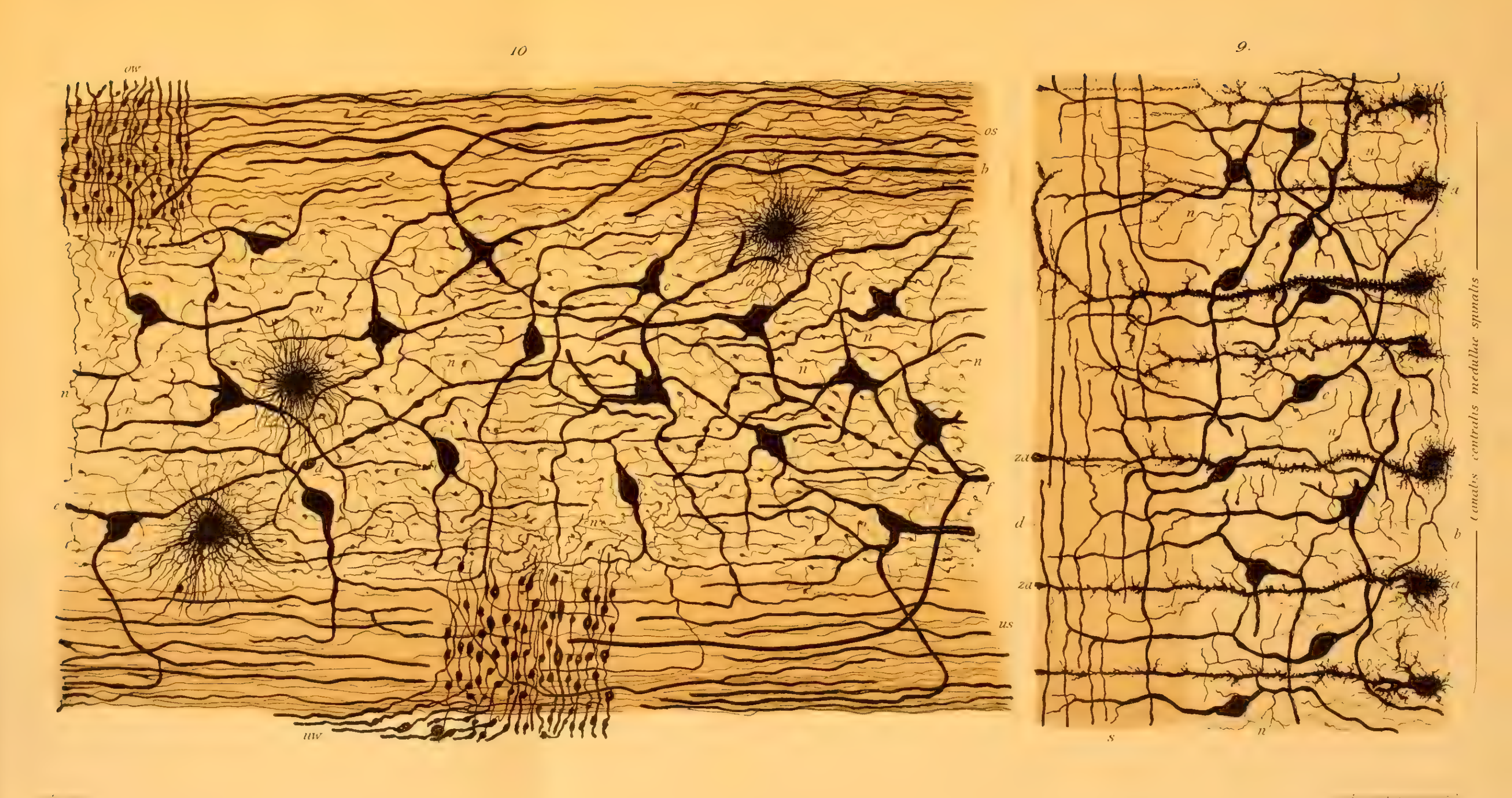


Autor ninx
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.




8 A
8 B
os
b
oc
ow
za
zi
ls
n
e
a
c
uc
us
uw

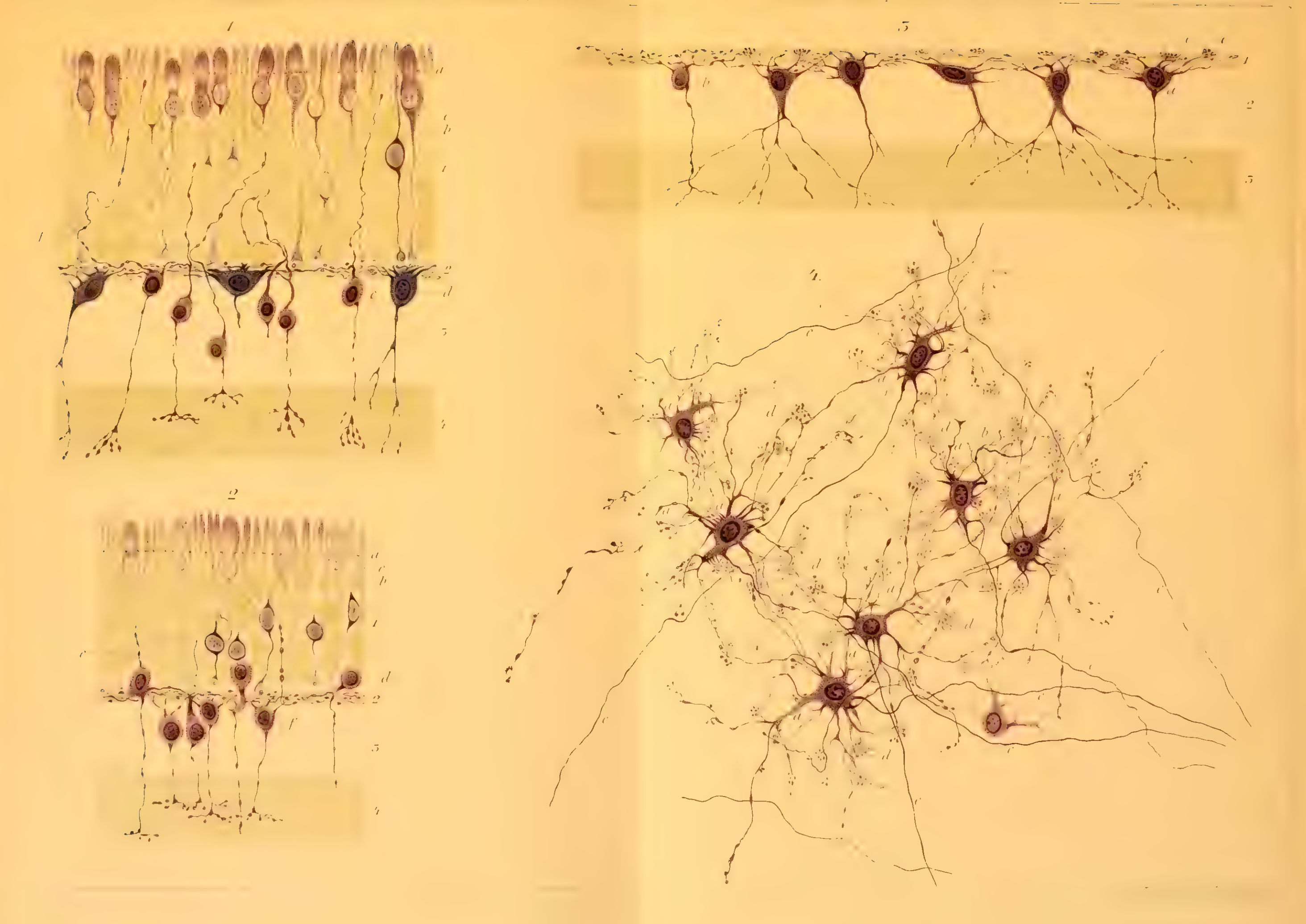



10
9.
ow
os
b
n
a
e
c
d
f
us
uw
za
s
Canalis centralis medullae spinalis

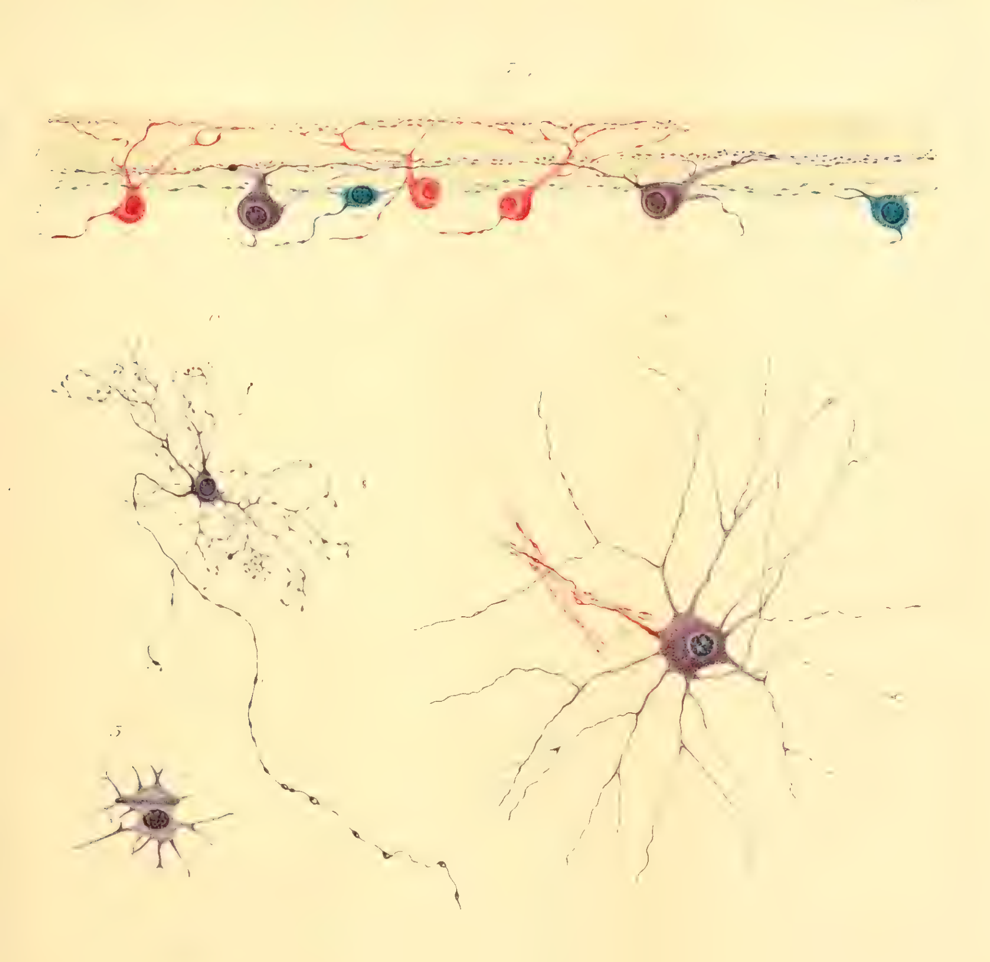








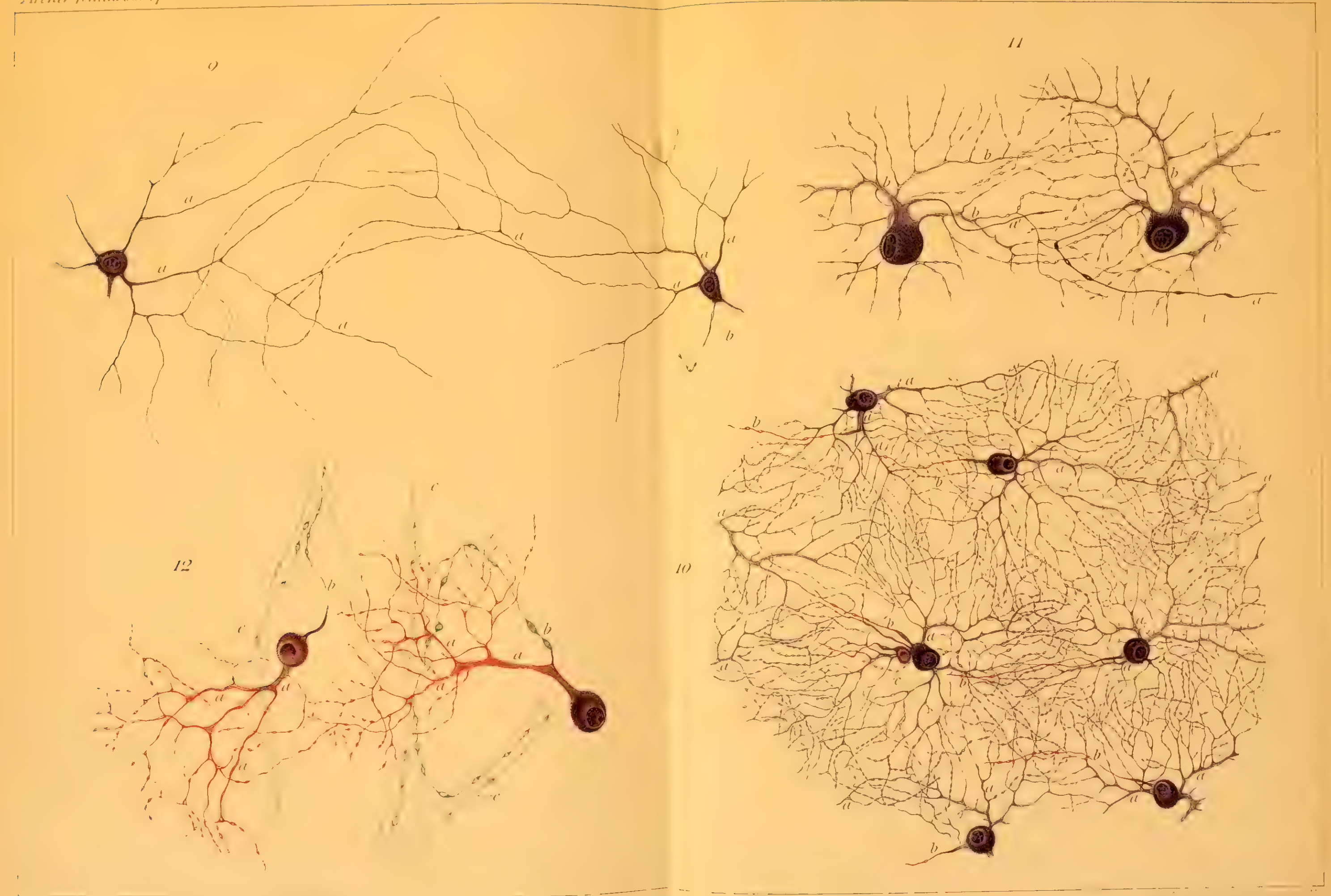




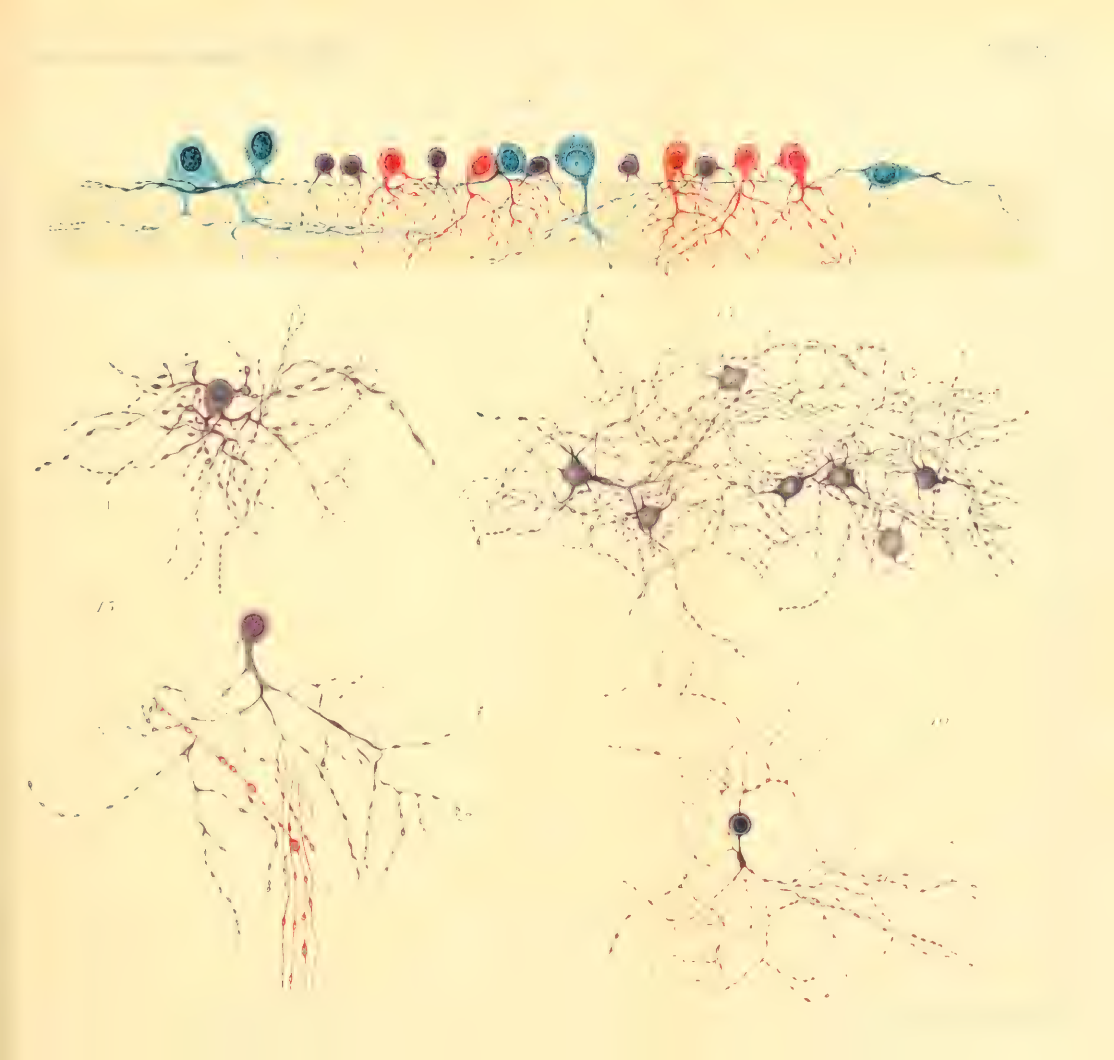




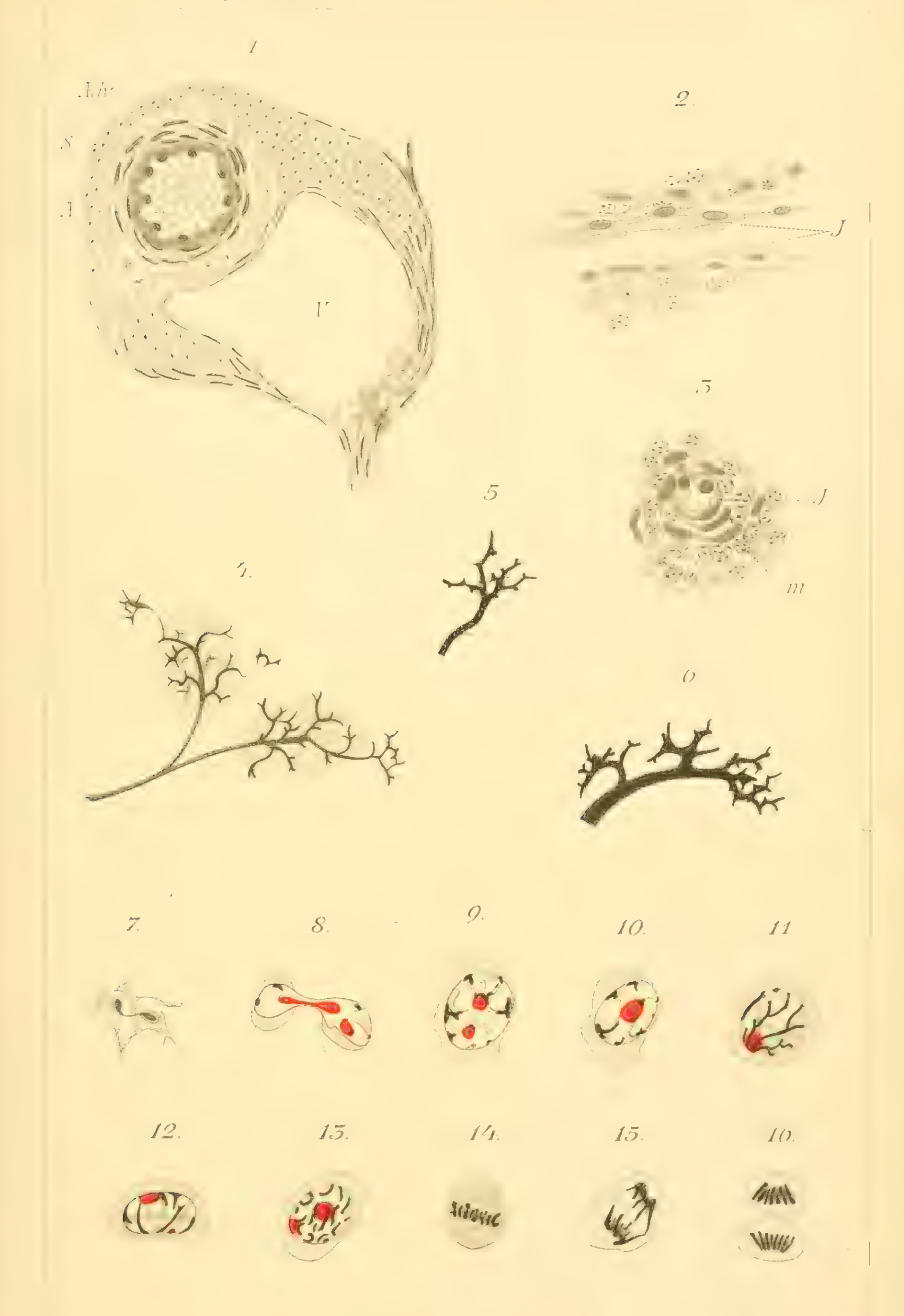



9
11
12
10
a
b
c







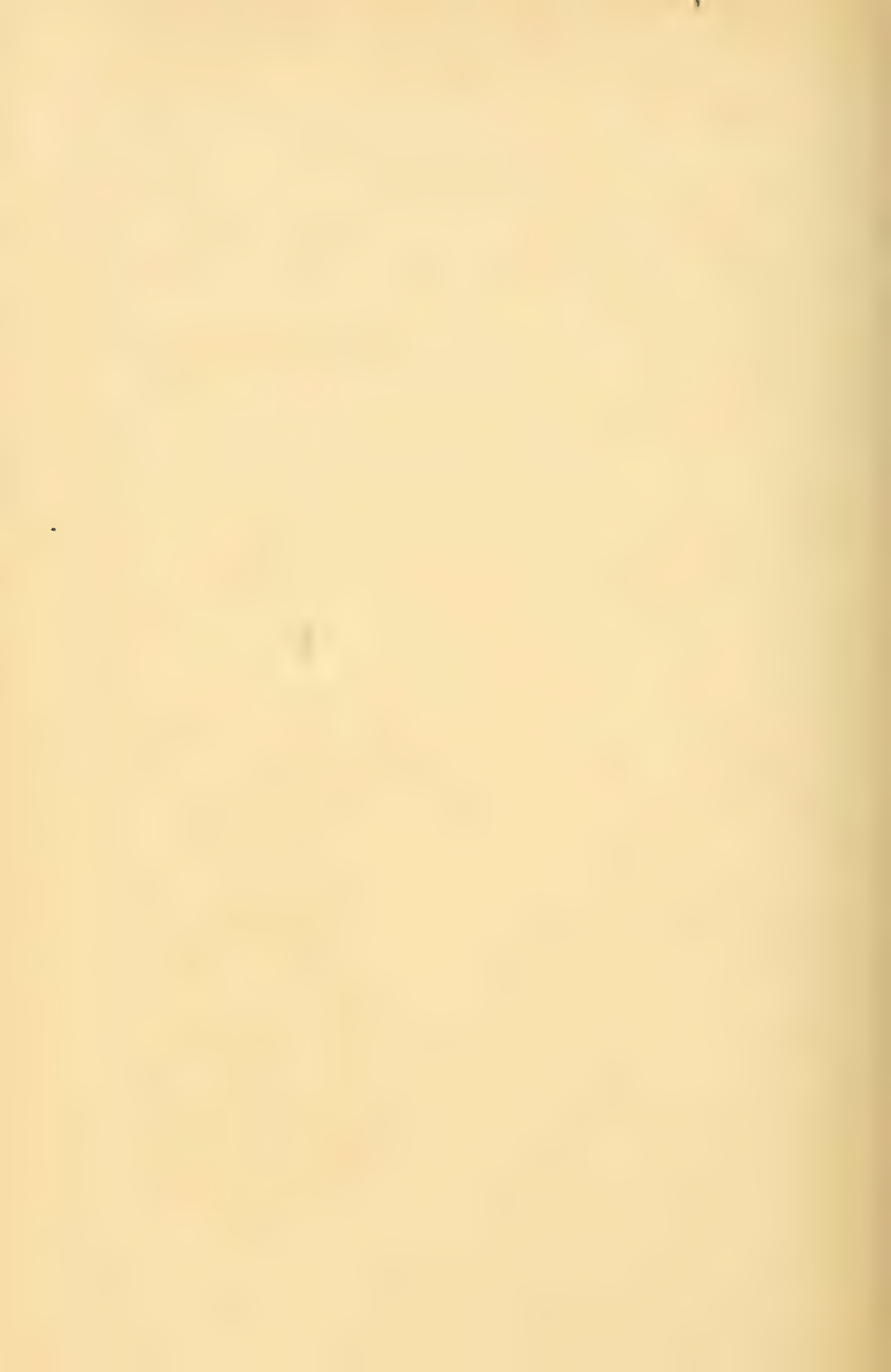

1
Adv
S
A
V
2.
J
3
J
m
4.
5
6
7.
8.
9.
10.
11
12.
13.
14.
15.
16.




1
2.
3.
4.




1.
2.
3.
4.
M
M
Pancreas
Nerv
Nerv
5.
Milz
6.




1
2.
3
4.
6.
8
5.
7.








1.
OK
ZL
M
UK
2
oL
LF
ZL
OK
M
UL
LF
ZL
UK
3.
LFL
ZL
LF
4
ZL
Pp
LFL
LF
OK
OL
M
UL
Z
UK
LF
LFL
Pp
ZL
5
Pp
LFL
ZL
Pp
Pp
6
7
SK
SK
M





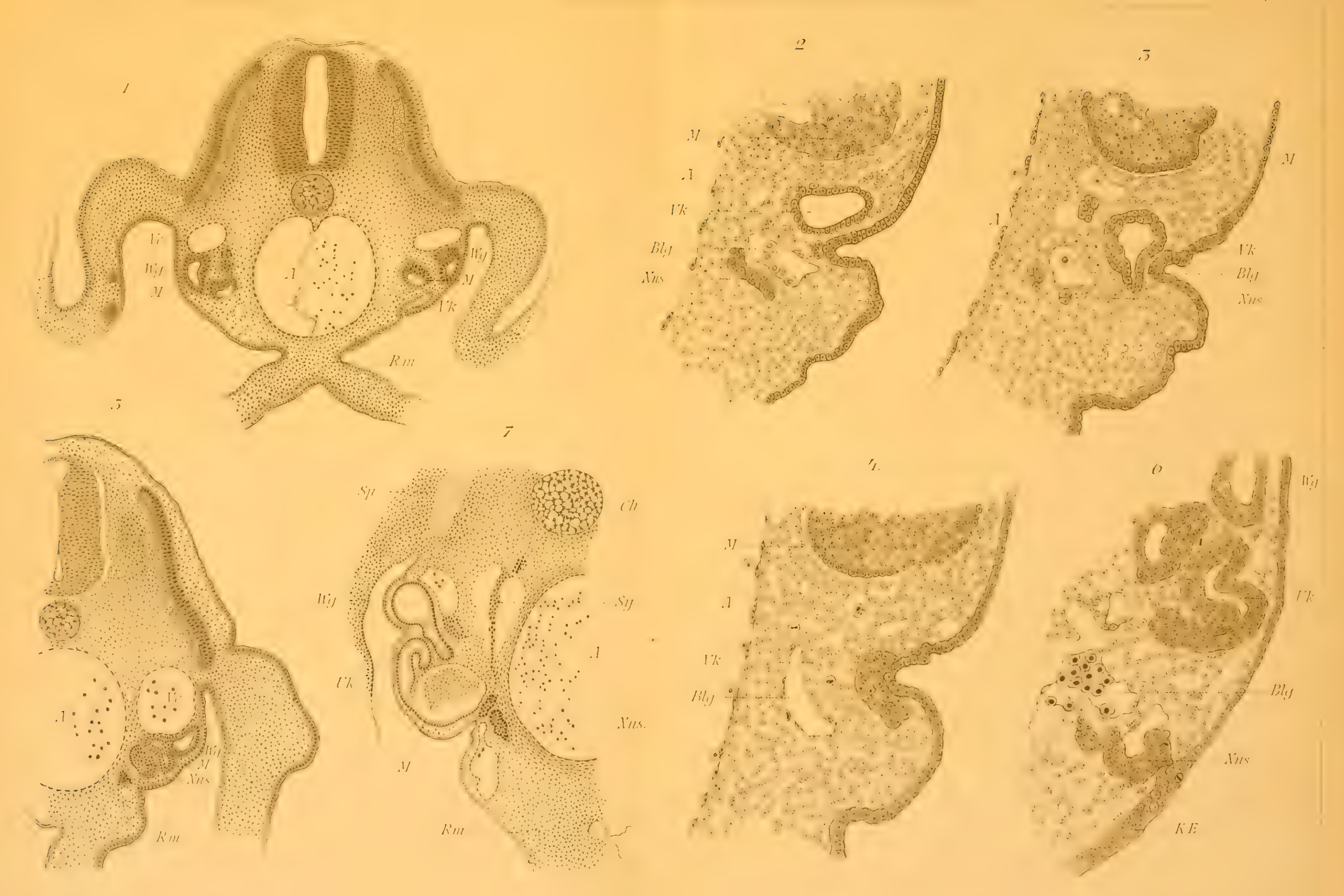



12
RM
ZL
SK²
VB
K
SP
11
Mm II
14
E.Sch.
9.
10
15
E.Sch.







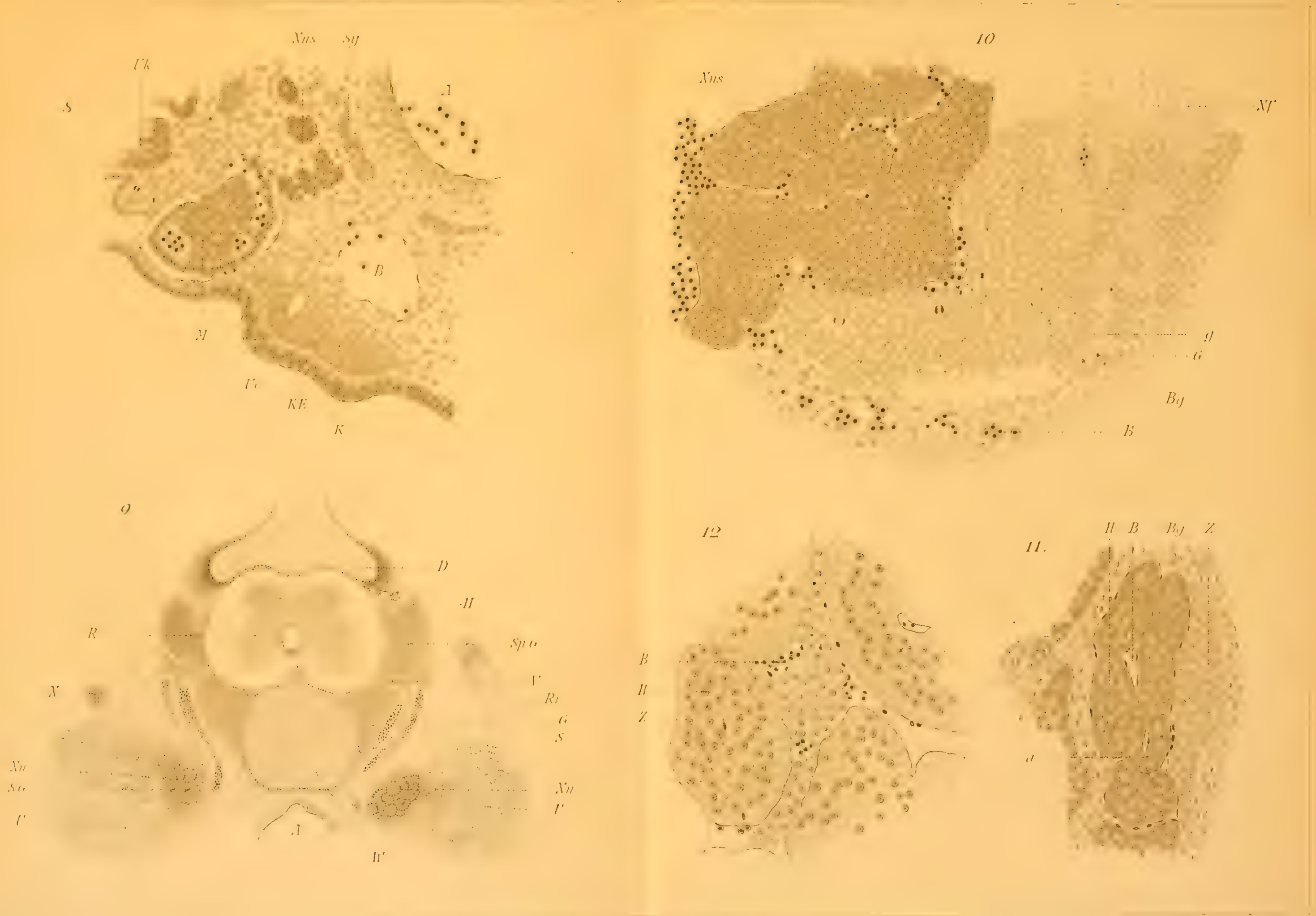


Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.









Lith Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

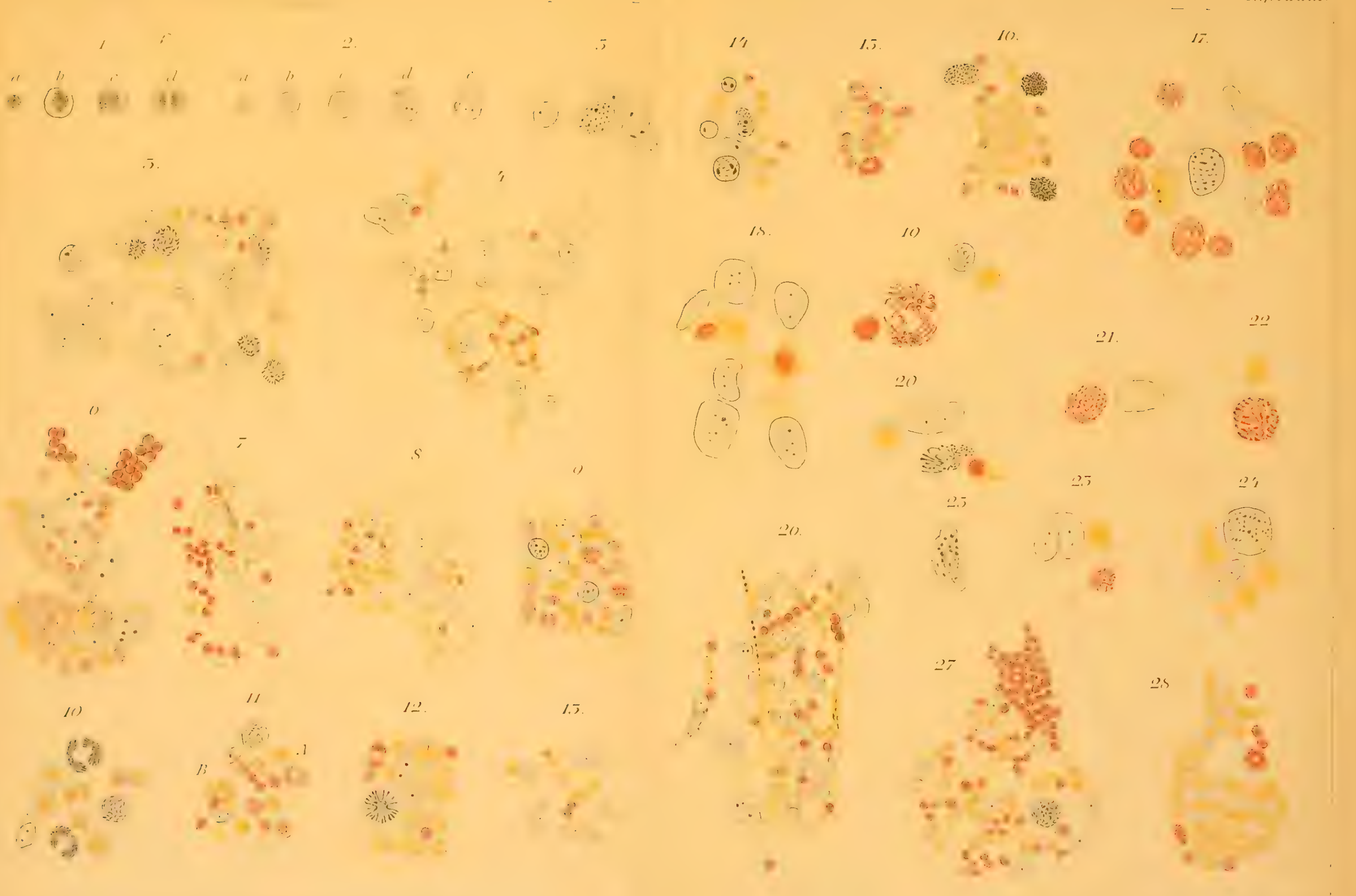



13.
H
cZ
Z
14.
UZ
BZ
cZ
15.
K
16.
B
UZ
BZ
H
BZ









Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt/M.











